

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
katedra ekologie



**FYTOPLANKTON SLAPSKÉ NÁDRŽE:
SEZÓNÍ ZMĚNY A ZTRÁTY SEDIMENTACÍ**

(PHYTOPLANKTON OF THE SLAPY RESERVOIR:
SEASONAL CHANGES AND SEDIMENTATION LOSSES)

Diplomová práce

LUCIE KRUTÍLKOVÁ

Školitel: Mgr. Linda Nedbalová, Ph.D.

PRAHA, ZÁŘÍ 2008

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pouze s použitím uvedené literatury a jiných citovaných pramenů.

V Praze dne 4. září 2008

Lucie Krutílková

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych na tomto místě poděkovala své školitelce Mgr. Lindě Nedbalové, Ph.D. za ochotné vedení mé práce, zejména za její vstřícnost, trpělivost a laskavý přístup během mého celého studia na katedře.

Za první seznámení se Slapskou nádrží vděčím RNDr. Janu Fottovi, CSc. Tam jsem teprve odhalila taje skryté pod vodní hladinou. Přehradu samotnou si však neumím představit bez doc. RNDr. J. Hrbáčka, DrSc., kterému jsem vděčná za pravidelné týdenní odběry vody ke stanovení koncentrace chlorofylu *a* v nádrži. Oběma pak děkuji za cenné rady a připomínky.

Velice děkuji celé své rodině za jejich absolutní podporu a důvěru. Především pak svému otci za sestrojení úchytného zařízení pro sedimentační lapače a své sestře za pomoc a nadšení při odběrech.

Tato práce by také nevznikla bez pomoci mnoha mých přátel, ať už při terénních odběrech, poskytnutém zázemí při sepisování této práce, či jejich podpoře během slabých chvil mého studia. Vám všem patří můj srdečný dík.

OBSAH

Abstract

1. ÚVOD	7
2. FYTOPLANKTON SLAPSKÉ NÁDRŽE	9
2.1. Obecná charakteristika nádrže	9
2.2. Historie výzkumu fytoplanktonu Slapské nádrže	10
2.3. Nepohyblivé druhy řas v planktonu Slapské nádrže	12
2.4. Ekologie významných druhů	13
3. MATERIÁL A METODY	16
3.1. Pracovní plán	16
3.2. Pokus se sedimentačními lapači v roce 2007	17
3.3. Zpracování vzorků	18
3.3.1. Kvalitativní složení fytoplanktonu	18
3.3.2. Kvantitativní složení fytoplanktonu	18
3.3.3. Stanovení koncentrace chlorofylu <i>a</i>	19
3.3.4. Stanovení toků do sedimentačních lapačů a ztrát sedimentací	19
3.3.5. Rozsivkové preparáty	21
3.3.6. Fotografická dokumentace	21
3.3.7. Analýza dat	21
4. VÝSLEDKY	22
4.1. Sezónní změny fytoplanktonu Slapské nádrže v letech 2003–2007	22
4.1.1. Sezónní změny koncentrace chlorofylu <i>a</i>	22
4.1.2. Druhové složení fytoplanktonu	24
4.1.3. Analýza sezónnosti druhového složení fytoplanktonu a jeho vztahu k fyzikálně-chemickým parametrům Slapské nádrže	29

4.2. Limnologické parametry Slapské nádrže v roce 2007	
a hodnocení pokusu se sedimentačními lapači	31
4.2.1. Průběh teploty v hloubce 0–4 m	31
4.2.2. Sezónní vývoj průhlednosti a koncentrace chlorofylu <i>a</i>	32
4.2.3. Sezónní vývoj koncentrace fosforu a dusíku	33
4.2.4. Analýza druhového složení fytoplanktonu v roce 2007	35
4.2.5. Sezónní změny toků dominantních nepohyblivých druhů a jejich ztráty sedimentací	36
4.2.6. Sezónní změny toků partikulovaného dusíku a fosforu, koncentrace chlorofylu <i>a</i> a sušiny	37
5. DISKUSE	39
5.1. Sezónní dynamika fytoplanktonu	39
5.2. Sezónní dynamika fytoplanktonu ve Slapské nádrži	41
5.3. Toky do sedimentačních lapačů a ztráty sedimentací	45
6. ZÁVĚR	48
7. SEZNAM LITERATURY	49

ABSTRACT

Seasonal development of phytoplankton in the central part of the eutrophic canyon-shaped Slapy Reservoir was studied in 2003–2007. Weekly sampling interval of the euphotic layer (0–4 m) revealed detailed information on the timing and shape of phytoplankton peaks, not clearly detected by previous monitoring carried out in three-week intervals. The phytoplankton biomass (expressed as chlorophyll *a* concentration) formed usually three sharp peaks during the vegetation period. In winters with little or no ice cover, the winter minimum was followed by an exponential increase under conditions of almost continuous mixing. After the onset of thermal stratification the increase continued due to markedly improved light conditions in the epilimnetic layer, until the first seasonal maximum was reached. After the sudden decline of the spring peak, the clear-water phase occurred in late May or early June. The pattern of the two summer peaks was especially in 2006 more complex, due to their dependence on a set of less predictable factors. Concerning species composition of peaks, a regular pattern was also observed. Typically, the spring maximum was formed by fast growing cryptomonad flagellates (*Plagioselmis* spp., *Cryptomonas* spp.) and small centric diatoms from various genera. The other two peaks were less clearly qualitatively defined. The dominance of large colonial diatom species (*Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*) was typical for early summer peaks. The occurrence of cyanobacterial blooms and planktonic desmid *Staurostrum planctonicum* characterised the late summer peaks. However, colonial diatoms were often present, too.

In 2007, sedimentation losses of non-motile species were measured directly using sediment traps. High fluxes of *Aulacoseira* spp., *Asterionella formosa* and small centric diatoms from the genera *Cyclotella*, *Stephanodiscus* and *Cyclostephanos* were recorded especially at the end of the spring peak. Sedimentation losses of these taxa were calculated, reaching a value up to 8 day⁻¹ in *Aulacoseira* spp., which indicated an important role of sedimentation in the dynamics of non-motile species in the phytoplankton of the Slapy Reservoir.

Overall, the present study describes a striking similarity in the detailed pattern of seasonal development of phytoplankton in a large temperate reservoir. Primarily driven by external forcing (irradiance, temperature), both winter minimum and spring peak are very uniform over years. On the other hand, the summer peaks dynamics and species composition are more complex, and reflect various abiotic and biotic factors, including sedimentation losses.

1. ÚVOD

Skutečnost, že se hlavní charakteristiky planktonu každoročně periodicky opakují (SOMMER *et al.* 1986), opravňuje formulaci jednoduchých hypotéz o možných příčinách změn druhového složení (často velmi náhlých) a jejich testování na základě znalosti průběhu některých veličin (abiotických a biotických), jež jsou považovány z tohoto hlediska za důležité.

Roční průběh biomasy fytoplanktonu ve Slapské nádrži je v souladu s tzv. PEG modelem charakteristický třemi vrcholy (SOMMER *et al.* 1986; DESORTOVÁ 1989). Nedávná měření koncentrace chlorofylu *a* v týdenních intervalech tuto trojvrcholovost potvrzují a přesněji popisují (FOTT *et al.* 2006). První maximum je typicky tvořeno drobnými centrickými rozsivkami a kryptomonádami, druhé maximum velkými rozsivkami, v třetím maximu se uplatňují hlavně zelené řasy a sinice. Proto se nabízí možnost otestovat, zda se tento scénář každoročně opakuje, nebo zda je možno pozorovat významné odchylky, a to jak z hlediska celkové biomasy fytoplanktonu, tak z hlediska druhového složení.

Sedimentace je jedním z hlavních faktorů, které ovlivňují početnost nepohyblivých druhů planktonních řas v eufotické zóně nádrží. Její význam v sezónní periodicitě fytoplanktonu je značný. Závislost ztrát sedimentací jednotlivých druhů na jejich sedimentační rychlosti a na hloubce míchané vrstvy je známá už dlouhou dobu (REYNOLDS 1984). Teprve nedávno byl však předpokládáný vztah mezi hloubkou míchané vrstvy a početností nepohyblivých druhů fytoplanktonu charakterizovaných různou sedimentační rychlostí prokázán experimentálně (PTACNIK *et al.* 2003). Navzdory velkému významu těchto druhů řas v planktonu Slapské nádrže zde dosud nebyl vliv sedimentace na sezónní změny druhového složení a biomasy fytoplanktonu studován. Důvodem volby Slapské nádrže pro studium vlivu ztrát sedimentací na sezónní periodicitu fytoplanktonu je také fakt, že je již od svého napuštění komplexně studována, takže máme k dispozici řadu dat z předchozích desítek let (e.g., HRBÁČEK *et al.* 1966; JAVORNICKÝ 1966a,b; JAVORNICKÝ *et al.* 1973; STRAŠKRABA *et al.* 1973).

Cílem této práce je objasnit odpovědi na následující otázky ohledně sezónního střídání různých společenstev sinic a řas v pelagiálu údolní nádrže Slapy.

- Byl v průběhu let 2003–2007 dodržen pravidelný výskyt tří maxim fytoplanktonu? Lišilo se druhové složení těchto maxim a bylo případně možné vysledovat důvody těchto nepravidelností?
- Jsou výrazné změny v početnosti dominantních nepohyblivých druhů fytoplanktonu korelovány s tloušťkou míchané vrstvy?
- Můžou mít ztráty sedimentací výraznější vliv na snížení biomasy nepohyblivých druhů řas během roku?

2. FYTOPLANKTON SLAPSKÉ NÁDRŽE

2.1. Obecná charakteristika nádrže

Stavba Slapské přehrady byla dokončena v roce 1955 na středním toku řeky Vltavy, přibližně 40 km jižně od Prahy. Je v pořadí třetím vybudovaným stupněm vltavské kaskády a bezprostředně navazuje na vzdutí vodního díla Štěchovice. Význam Slapské přehrady je mnohoúčelový, především však hydroenergetický a rekreační. Celá přehrada má kaňonovitý ráz s délkou 43 km, nadmořská výška hladiny při plném napuštění je 271 m.n.m. Nejširší je ve své spodní části, kde vzdálenost mezi oběma břehy je asi 300 m. Nádrž pojme až $270 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ vody a je naplněna průměrným ročním průtokem asi za 38,5 dne (HRBÁČEK *et* STRAŠKRABA 1966). Kvůli této poměrně krátké době zdržení nádrž v létě nestratifikuje tak, jak je obvyklé u jezer s dlouhým retenčním časem, a zachovává si určité charakteristiky řeky (JAVORNICKÝ *et* KOMÁRKOVÁ 1973). Maximální hloubka je u hráze, tj. 55 m (STRAŠKRABA *et al.* 1973). Na odběrovém místě u stanice Nebřich, které je vzdáleno 9 km od hráze, je hloubka asi 43 m. Vodní stav však značně kolísá podle hydroenergetických potřeb. Hlavním přítokem je pro Slapskou nádrž řeka Vltava, dále do ní ústí několik potoků: Brzina, Velinský, Musík, Mastník a Meredský (KOZÁKOVÁ 2004). Potoky zvyšují průtok vody v nádrži jen asi o 2 % (HRBÁČEK *et* STRAŠKRABA 1966).

Vybudování Orlické přehrady nad Slapskou přehradou v roce 1961 zásadně ovlivnilo vlastnosti Slapské nádrže. V zimním období sem přitéká relativně teplá voda z hypolimnia Orlíku a brání tak zamrzání, které je od roku 1961 výjimkou a nastává pouze za mimořádně tuhých mrazů. Mnohem častější je výskyt inverzní stratifikace bez ledové vrstvy (KOZÁKOVÁ 2004). Naopak v produktivním období se studená voda z hypolimnia Orlické přehrady podsouvá pod míchanou vrstvu Slapské nádrže, která má tloušťku okolo tří metrů (JAVORNICKÝ 1966a).

Hydrochemickým a hydrobiologickým výzkumům je na Slapské přehradě tradičně věnována velká pozornost. Již od jejího napuštění tu jsou pravidelně prováděna měření základních limnologických parametrů, a to pracovníky Hydrobiologického ústavu AV ČR v Českých Budějovicích a doc. RNDr. J. Hrbáčkem, DrSc., díky jehož pečlivosti a obdivuhodné vytrvalosti jsou k dispozici cenná data, která je možné využít k analýzám dlouhodobých trendů v nádrži.

2.2. Historie výzkumu fytoplanktonu Slapské nádrže

JAVORNICKÝ (1966a,b) se jako první zabýval studiem sezónní periodicity a ekologie fytoplanktonu Slapské nádrže. Krátce po jejím napuštění, v letech 1958–1960, kvalitativně analyzoval řasová společenstva, horizontální rozmístění jednotlivých druhů po délce nádrže, v hlavním přítoku a odtoku. Bylo provedeno i několik odběrů pro zjištění vertikální zonace fytoplanktonu na jednom profilu nádrže v blízkosti Živohošťského mostu. Díky dostatečnému přísunu živin se v té době každoročně v létě vyskytoval vodní květ tvořený sinicemi. Těm dominoval druh *Aphanizomenon flos-aquae*, doprovázený druhy *Anabaena circinalis* a *Microcystis aeruginosa*. Na základě posunu taxonů směrem po proudu rozdělil Javornický přehradu na stabilní část s převahou sinic a kryptomonád na jaře a na úsek říční, kde našel převážně rozsivky a chlorokokální řasy. Tyto směrem k hrázi ubývaly a mizely z vodního sloupce (JAVORNICKÝ 1966a).

V dalším období byl potvrzen výskyt pravidelného jarního maxima kryptomonád (JAVORNICKÝ *et* KOMÁRKOVÁ 1973). Studie ukazuje ústup sinicového vodního květu na úkor rozsivek, zelených bičíkovců, sinic a chlorokokálních řas; druh *Microcystis aeruginosa* se stal vzácným a *Aphanizomenon flos-aquae* sice stále dominoval společenstvu sinic, avšak už nedosahoval svých dřívějších počtů. Tento jev je spojován s napuštěním nádrže Orlik a se zadržováním živin. V letech 1960–1967 se výzkum kvalitativního složení fytoplanktonu rozšířil o stanovení kvantity buněk řas a jejich biomasy a také o měření primární produkce fytoplanktonu (DESORTOVÁ 1980).

Data o druhovém složení fytoplanktonu a zooplanktonu a jejich abundance ze čtyř po sobě následujících let (1964–1967) byly spolu s fyzikálními a chemickými charakteristikami Slapské nádrže analyzovány metodami mnohorozměrné statistiky (LEPŠ *et al.* 1990). Autoři zvolili tyto roky kvůli extrémní odlišnosti v jejich hydrologických poměrech. Vliv podnebí byl patrný hlavně v letním období. Během suchých let s ostře vytvořenou stratifikací převládaly ve fytoplanktonu sinice, zatímco během let deštivých s potlačenou teplotní stratifikací celková biomasa sinic a řas poklesla. Statistické analýzy na základě standardizovaných dat rozdělily sezónu do pěti rozdílných skupin: zimní období (říjen až leden) s dominancí rodů *Closterium* a *Scenedesmus*, pozdní zima a jaro (únor až květen) s převahou druhů *Asterionella formosa* a *Cyclotella comta*, letní vzorky - často s převahou sinic, období vodního květu (červenec až září) tvořeného druhem *Aphanizomenon flos-aquae* a na zimní aspekt s rodem *Closterium*. Analýza založená na nestandardizovaných datech přinesla odlišné výsledky, avšak sleduje základní sezóní

vývoj: zimní období (říjen až únor) s nízkými hodnotami biomasy s dominancí druhu *Closterium polymorphum*, *C. limneticum* a velkými a středně velkými rody ze skupiny Chlorophyceae, například *Oocystis* sp., jarní a brzké letní vzorky (březen až květen) se středními hodnotami biomasy reprezentované rody *Cryptomonas* a *Peridinium*. V letech 1966 a 1967 se od konce dubna do začátku května vyskytlo krátké jarní maximum druhů tvořících předchozí skupinu, ale jejich biomasa dosahovala mnohem vyšších hodnot. Letní období s vysokou biomasou druhů *Cryptomonas reflexa*, *C. marsonii*, *Asterionella formosa* a rodu *Chlamydomonas* a krátké letní období (červenec až srpen) s maximem velkých planktonů jako je *Ceratium hirundinella* a kolonie *Fragilaria crotonensis*.

Souvislý desetiletý výzkum sezónních změn druhového složení a biomasy fytoplanktonu v letech 1975–1985 byl proveden DESORTOVOU (1989). Vzorky byly odebírány v jednotýdenních intervalech od dubna do října z hloubky 0–3 m. Prudký nárůst biomasy fytoplanktonu začínal na konci března či začátku dubna a o měsíc později dosáhl svého maxima. Tento prudký jarní nárůst souvisel s vytvořením teplotní stratifikace a tato jarní maxima byla v té době až na výjimky také maximy celoročními. Každoročně se na tomto jarním vrcholu největší částí podílely čtyři druhy ze skupiny Cryptophyceae: *Cryptomonas curvata*, *C. marssonii*, *C. reflexa* a *Rhodomonas* (dnes *Plagioselmis*) *lacustris*. Ve větší míře se objevovala i koloniální rozsivka *Asterionella formosa*. V létě byla často ve vzorcích nalézána další koloniální rozsivka *Fragilaria crotonensis* a v pozadí byly stále přítomny kryptomonády. Rozsivky se významným způsobem podílejí na biomase fytoplanktonu ve Slapské nádrži během celého roku, i když v každém období je to obvykle zapříčiněno jiným rodem. Sinice dominovaly pouze v roce 1985, kdy bylo výjimečně suché léto. Zelené řasy (Chlorophyceae) během sledovaného období nikdy netvořily převažující složky fytoplanktonu. Nejčastěji se zde vyskytovaly zástupci rodů *Scenedesmus*, *Oocystis*, *Pediastrum*, *Coelastrum*, *Crucigeniella*, *Tetraedron* a *Monoraphidium*. Celkově lze shrnout, že z hlediska podílu na celkové biomase fytoplanktonu byly nejvýznamnější zástupci skupin Cryptophyceae a Bacillariophyceae (DESORTOVÁ 1989).

V létě 1991 se začala ve Slapské nádrži objevovat krásivka *Staurostrum planktonicum*. Od tohoto roku se ve Slapské nádrži tento druh vyskytoval každoročně, přičemž v letních měsících se stával dominujícím druhem (BRANDL *et* DESORTOVÁ 1995).

Do té doby se výzkum fytoplanktonu Slap týkal především jarního až podzimního období roku. Zimní období nebylo podrobněji zkoumáno. KOZÁKOVÁ (2004) se ve své diplomové práci tímto opomíjeným obdobím podrobně zabývá ve dvou sezónách

2001/2002 a 2002/2003. Kvalitativně a kvantitativně zhodnotila fytoplankton, který v zimních měsících čelí silné světelné limitaci, a určila dominantní druhy charakteristické pro toto období. Dominantní složkou fytoplanktonu byly rozsivky (Bacillariophyceae). Jednalo se především o velké koloniální druhy *Asterionella formosa* a *Aulacoseira* spp. (zejména *A. subarctica*). Druhou nejvýznamnější skupinou trvale přítomnou ve fytoplanktonu během zimních měsíců byla třída Cryptophyceae, zastoupená druhy z rodů *Cryptomonas* a *Plagioselmis*. Ze třídy Chlorophyceae byly nejhojnější rody *Scenedesmus* a *Monoraphidium*. V důsledku limitace světlem klesala v zimním období biomasa fytoplanktonu exponenciálně až k hodnotám pod $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ chlorofylu *a* (FOTT *et al.* 2006).

Tato práce, která je zaměřena především na sezónní periodicitu fytoplanktonu Slapské přehrady v letech 2003–2007 a na měření ztrát sedimentací nepohyblivých druhů, tak navazuje bezprostředně na studii KOZÁKOVÉ (2004).

2.3. Nepohyblivé druhy řas v planktonu Slapské nádrže

Ve fytoplanktonu Slapské nádrže se vyskytují nepohyblivé druhy z následujících skupin: rozsivky, zelené řasy, krásivky a sinice. Ve této práci se zabývám především rozsivkami a krásivkou *Staurostrum planktonicum*, tedy druhy nejvíce postiženými sedimentací.

Rosivky s přibližně 5000 sladkovodními druhy jsou hlavní složkou dominující v planktonním společenstvu ve větrem míchaných jezerech, kde je dostatek rozpuštěného křemíku pro stavbu jejich vnějších schránek (frustul) (KALLF 2002). Jejich velikost je velmi rozmanitá. Díky přítomnosti těžké křemičité schránky a absence bičíku jsou odsouzeny k sedimentaci, která ve většině případů způsobí jejich zmizení z mělce míchaného vodního sloupce s nástupem teplotní stratifikace (REYNOLDS 1984). Sedimentované rozsivky u dna zůstávají životaschopné po mnoho let a jsou schopné opětovného růstu po jejich resuspenzi do eufotické vrstvy (LUND 1971).

V zimních měsících, kdy bylo světlo hlavním limitujícím faktorem pro rozvoj fytoplanktonu ve Slapské nádrži, dominovaly ve vodním sloupci velké koloniální rozsivky *Asterionella formosa* a *Aulacoseira subarctica* (KOZÁKOVÁ 2004). Jejich převaha v nezamrzajících jezerech s hloubkovým mícháním je dlouhodobě známým jevem (LUND 1971; REYNOLDS 1984). Intenzivní turbulence podporuje jejich rozvoj (LUND 1971; PTACNIK *et al.* 2003). Po jarním vrcholu rychle ustoupily z vodního sloupce. Tento ústup

bývá započat ještě v době míchání či jen náznaku stratifikace (KOZÁKOVÁ 2004). Není tedy zapříčiněn pouze sedimentací. Pro rozsivky je náhlé zvýšení ozáření fyziologickým šokem, a jelikož rychlost sedimentace úzce souvisí i s fyziologií buňky (poškozené a mrtvé buňky klesají rychleji), bývá jarní ústup těchto rozsivek tím rychlejší, čím prudší je nástup teplotní stratifikace (REYNOLDS 1984). Ve Slapské nádrži byl v letech 2001–2003 poměrně náhlý. Velké koloniální rozsivky tak byly na jaře vystřídány velkými buňkami druhů *Fragilaria crotonensis* a *Nitzschia acicularis* a malými centrickými rozsivkami, které pravděpodobně mohou díky nižším sedimentačním rychlostem po nástupu teplotní stratifikace déle setrvat v eufotické vrstvě (KOZÁKOVÁ 2004).

2.4. Ekologie významných druhů

Asterionella formosa

Asterionella formosa je druhem eurytermním, často se stává dominantní při teplotách nižších než 10 °C, ačkoliv v laboratorních experimentech dosahuje maximálního růstu při 20 °C (SUZUKI *et* TAKAHASHI 1995). Její schopnost růst v širokém rozmezí teplot je výhodou především v období jarního nárůstu biomasy, kdy je zvýhodněna taky nižšími světelnými nároky oproti jiným řasám a menšími ztrátami sedimentací oproti některým jiným rozsivkám (REYNOLDS 1984). Růstová rychlost druhu *Asterionella formosa* je za optimálních podmínek poměrně vysoká (BUTTERWICK *et al.* 2005). Často se vyskytuje v dimiktických jezerech a nádržích mírného pásma. Během roku pak většinou dosahuje dvou maxim - raně jarního a podzimního (BERTRAND *et al.* 2003).

Za pokles jarního maxima tohoto druhu může být odpovědný i nedostatek křemíku ve vodním sloupci (LUND 1949, podle BERTRAND *et al.* 2003). Nejvíce je však postižen sedimentací a bývá často napaden i houbovými parazity (REYNOLDS 1984). Rozsáhlý přehled problematiky týkající se nejrůznějších aspektů parazitace druhu *Zygorhizidium planctonicum* (Chytridiomycota) na buňkách *Asterionella formosa* podává IBELINGS *et al.* (2004).

Koloniální rozsivka *Asterionella formosa* je spolu s vláknitým druhem *Aulacoseira subarctica* ve Slapské nádrži častým zástupcem zimního fytoplanktonu. Průběh početností obou druhů se velmi podobá, ale brzy na jaře *Aulacoseira subarctica* mizí z vodního sloupce, zatímco *Asterionella formosa* obvykle pokračuje v růstu (KOZÁKOVÁ 2004).

Fragilaria crotonensis

Penátní rozsivka *Fragilaria crotonensis* může za příznivých podmínek vykazovat poměrně velkou růstovou rychlost a je tak zřejmě schopná účinně vyrovnávat značné ztráty sedimentací během jarního období (REYNOLDS 1984; PTACNIK *et al.* 2003). Tento druh je často nalézán v letním fytoplanktonu (REYNOLDS 1984). REYNOLDS (1980) jej popisuje jako jednu z dominant dvou z celkem dvanácti uvedených typů společenstev fytoplanktonu (*Tabellaria/Fragilaria/Staurastrum* a *Melosira/Fragilaria/Closterium*).

Tuto běžnou rozsivku je také možné považovat za eurytermní druh, narozdíl od druhu *Asterionella formosa* však dobře roste i při vyšších teplotách (až 30 °C), což je v souladu s jejím letním výskytem (BUTTERWICK 2005).

Aulacoseira subarctica

Pro vláknitý druh *Aulacoseira subarctica* je charakteristická jeho pomalá růstová rychlost. Zároveň je druhem, který upřednostňuje poměrně silné zastínění, a je také velmi citlivý na intenzivní světelné záření. Navíc preferuje teplotu vody menší než 10 °C (ideálně asi 5 °C) (LUND 1954, podle KOZÁKOVÁ 2004). Kolonie *Aulacoseira subarctica* bývají relativně veliké, proto trpí většími ztrátami sedimentací než jiné rozsivky a jsou tedy závislé na intenzivním míchání vodního sloupce. Tomu je připisována absence tohoto druhu ve stratifikovaném vodním sloupci během léta (LUND 1971). S uvedenými ekologickými charakteristikami je v souladu i výskyt tohoto druhu v planktonu Slapské nádrže, kde je přítomen zejména v zimním období (KOZÁKOVÁ 2004). V letním planktonu se již nevyskytuje (JAVORNICKÝ 1966a,b; JAVORNICKÝ *et* KOMÁRKOVÁ 1973; DESORTOVÁ 1989; KOZÁKOVÁ 2004). Sedimentující buňky *Aulacoseira subarctica* zůstávají vitální i po dlouhé době strávené za anoxických podmínek na povrchu sedimentu jezera (LUND 1971, HÖETZEL *et* CROOME 1996).

Na jarním maximu fytoplanktonu se často velkou měrou podílejí malé nekoloniální centrické rozsivky (DESORTOVÁ 1989). KOZÁKOVÁ (2004) určila z trvalých preparátů celkem osm druhů (*Cyclostephanos delicatus*, *C. dubius*, *C. invisitatus*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. pseudostelligera*, *C. radiosa*, *Stephanodiscus binderanus* a *S. hantzschii*). Vzhledem k poměrně obtížnému určování bez použití elektronového mikroskopu není o ekologické rozrůzněnosti jednotlivých druhů mnoho známo (KOZÁKOVÁ 2004).

Staurastrum planctonicum

Výskyt planktonní krásivky *Staurastrum planctonicum* je uváděn z poměrně širokého spektra lokalit od oligotrofních jezer po rybníky (HINDÁK *et al.* 1978). O přesných nárocích tohoto druhu na teplotní a světelné podmínky není nic známo, nicméně příbuzné druhy z rodu *Staurastrum* vykazovaly preferenci vyšších teplot (BUTTERWICK 2005).

Na území České republiky je tento druh pravidelně nalézán například v planktonu vodárenské nádrže Římov, kde je jeho výskyt spojen s nižšími letními teplotami a s dlouhodobě stabilní teplotní stratifikací (KOMÁRKOVÁ *et al.* 2003).

do vodního sloupce bylo provedeno 16. dubna 2007. Pokus byl ukončen 10. listopadu 2007. Jednotlivé odběry proběhly v 1–2 týdenním intervalu (na podzim byly intervaly mezi odběry větší, zatímco v období jarního vrcholu a v létě jsou týdenní). Tento pokus měl být doprovázen celosezónním měřením teplotního profilu eufotické vrstvy pomocí termistorů. Pět dataloggerů (Minikin T, EMS Brno), které zaznamenávaly teplotu každou hodinu z hladiny a z hloubek 1 m, 2 m, 3 m a 4 m, bylo od dubna 2006 zavěšeno pod plovoucí garáží na lokalitě Nebřich. Poslední stažení dat bylo provedeno v červnu 2007, poté však došlo k jejich ztrátě.

3.2. Pokus se sedimentačními lapači v roce 2007

Vzorky vody pro stanovení koncentrace chlorofylu *a*, základních živin, živý vzorek pro kvalitativní hodnocení a vzorek pro fixaci Lugolovým činidlem byly odebrány z profilu vodního sloupce 0–4 m a ze sedimentačních lapačů z plovoucí garáže na stanici Nebřich. Paralelně též pokračovaly odběry ze Živohošťského mostu, zajišťované doc. Hrbáčkem. Směsný vzorek z horních čtyř metrů (eufotická vrstva) byl odebrán pomocí planktonní trubice. Sedimentační lapače byly zavěšeny ve vertikální pozici v hloubce 7 m vzdálené 2,5 m od rohu plovoucí garáže směrem do střední části nádrže. Sestava lapačů se skládala ze čtyř plastových trubic o průměru 6 cm. Po jejich vytažení byla každá trubice pečlivě vypláchnuta známým objemem destilované vody. Dva vzorky vody byly odebrány do 0,5 litrových plastových lahví, z nichž jeden byl ihned fixován kyselým Lugolovým činidlem. Vzorek pro stanovení množství základních živin byl filtrován přes sítko o velikosti ok 40 μm a následně zmrazen. Chemické analýzy byly provedeny metodami podle GRASSHOF (1983) v laboratoři BÚ AV ČR v Třeboni pomocí průtokové vstříkovací analýzy (FIA) se spektrofotometrickou detekcí. Vzorky pro stanovení koncentrace chlorofylu *a* byly již na lokalitě zpracovány tlakovou filtrací pomocí stříkačky Millipore. Různý objem vody v závislosti na množství částic ve vodě byl filtrován přes skleněné filtry (GF/C Whatman). Většinou bylo filtrováno 50 ml z vrstvy 0–4 m a 20 ml ze sedimentačních lapačů. Filtry byly následně vloženy do skleněných zkumavek naplněných 7,5 ml 90% acetonu, řádně uzavřeny a až do stanovení na laboratorním fluorimetru (TD-700, Turner Designs, USA) uchovány ve tmě v mrazícím boxu. Pokaždé byla také zaznamenána průhlednost měřená Secchiho deskou.

3.3. Zpracování vzorků

3.3.1. Kvalitativní složení fytoplanktonu

Druhové složení fytoplanktonu z let 2003–2006 jsem určovala jen z fixovaných vzorků. V roce 2007 jsem měla k dispozici i vzorky živé a zpracovávala jsem je zpravidla druhý den po odběru. K určování řas jsem používala následující určovací literaturu: HINDÁK (1978); STARMACH (1985); KRAMER *et* LANGE-BERTALOT (1986, 1988, 1991a,b) a HOUK (2003).

3.3.2. Kvantitativní složení fytoplanktonu

Počítání buněk dominantních druhů ve vzorku jsem prováděla klasickou sedimentační metodou podle Utermöhl (UTERMÖHL 1931; LUND *et al.* 1958) ve vzorcích z období maxim fytoplanktonu v jednotlivých letech 2003–2006 a ze všech vzorků odebraných při sledování v roce 2007. Fixovaný vzorek z vrstvy 0–4 m jsem po pečlivém promíchání nalila přímo do sedimentačních komůrek o výšce 2 nebo 3 cm. Vzorky ze sedimentačních lapačů bylo nutné nejprve naředit destilovanou vodou, protože byly příliš husté a pod mikroskopem tedy nepřehledné. Naplněné komůrky jsem nechala minimálně 24 hodin sedimentovat na rovné ploše na temném místě. Buňky dominantních zástupců jsem počítala na inverzním mikroskopu Nikon Diaphot, většinou pod fázovým kontrastem, který zvýrazňuje protoplast buněk. U vzorků z vrstvy 0–4 m jsem počítala pouze živé buňky, ze sedimentačních trapů živé i odumřelé dohromady. Objekty jsem sledovala pod celkovým zvětšením 400x či 600x v závislosti na velikosti počítaných buněk. Počítání bylo prováděno v pruzích nebo ve čtvercích a od každého hodnoceného objektu jsem se snažila napočítat minimálně 200 buněk. Ve vzorcích ze sedimentačních lapačů jsem často pozorovala různé zbytky tykadel a filtračních zařízení zooplanktonu a další zachycené částice, které nebyly fytoplanktonního původu. Výpočet abundance dominantních druhů byl proveden podle vzorce:

$$A = N \cdot V_2 / n \cdot v \cdot V_1$$

A	abundance druhu [n.ml ⁻¹]
N	celkový počet napočítaných jedinců [n]
n	počet spočítaných pruhů či čtverců
v	objem vzorku nad pruhem či čtvercem [ml]
V ₁	původní objem nekoncentrovaného vzorku [ml]
V ₂	objem vzorku po ředění [ml]

3.3.3. Stanovení koncentrace chlorofylu *a*

Fluorimetrické stanovení koncentrace chlorofylu *a* jsem prováděla v laboratoři na katedře ekologie PřF UK na fluorimetru Turner Designs. Ke vzorkům z mrazícího boxu jsem přidala 1,5 ml methanolu pro dosažení poměru aceton:methanol 5:1 a vzorek jsem zahřívala ve vodní lázni o teplotě 65 °C po dobu dvou minut (PECHAR 1987). Po zahřátí jsem zkumavky chladila pod proudem tekoucí vody až na pokojovou teplotu. Vychladlé vzorky jsem následně centrifugovala 20 min při 2000 otáčkách za minutu. Odstředěný extrakt jsem opatrně nalila do měřicí kyvety, kterou jsem zvenčí pečlivě otřela suchým hadříkem a na přístroji změřila množství chlorofylu *a* v extraktu. U vzorků z letních měsíců, kde hodnota koncentrace chlorofylu *a* v extraktu převýšila 200 µg.l⁻¹ bylo nutné ředění 90% acetonem. Detailní popis použité metodiky je uveden v práci FOTT *et al.* (1999). Z naměřené hodnoty jsem pomocí vzorce:

$$C = c * A * (V_1 / (1000 * V_2))$$

C koncentrace chlorofylu *a* ve vzorku [µg.l⁻¹]

c koncentrace chlorofylu *a* v extraktu [µg.l⁻¹]

A ředění

V₁ objem extraktu [ml]

V₂ filtrovaný objem [l]

vypočítala koncentraci chlorofylu *a* ve vzorku. Na lokalitě jsme provedli filtraci ve dvou opakováních, takže konečnou koncentraci chlorofylu *a* ve vzorku jsem získala zprůměrováním dvou paralelních hodnot. Během přípravy a měření jsem se stále snažila vzorky chránit před světlem jejich zastiňováním hliníkovou folií.

3.3.4. Stanovení toků do sedimentačních lapačů a ztrát sedimentací

Ve vzorku ze sedimentačních lapačů jsem stanovila abundanci stejným způsobem jako je popsáno v oddíle 3.3.2. Absolutní počty jednotlivých druhů v jednom mililitru vzorku z lapače jsem přepočítala na množství odsedimentované z vodního sloupce nad lapači podle vzorce:

$$S = ((V * A_T) - (V_T * A_{0-4})) / d * n * 28,26$$

S	ztráty sedimentací [$\text{n.cm}^2.\text{den}^{-1}$]
V	celkový objem získaný ze sedimentačních lapačů po vypláchnutí destilovanou vodou [l]
V_T	celkový objem sedimentačních trubic (po odečtení destilované vody) [l]
A_T	abundance druhu v sedimentačních lapačích [n.ml^{-1}]
A₀₋₄	abundance druhu ve vrstvě 0–4 m [n.ml^{-1}]
d	počet dní
n	počet sedimentačních trubic
28,26	plocha jednoho sedimentačního lapače [cm^2]

Při výpočtech sedimentace partikulovaného dusíku a fosforu, chlorofylu *a* a sušiny byly abundance zaměněny za koncentrace naměřené ve vrstvě 0–4 m a v lapačích. Výsledné hodnoty jsou pak vyjádřeny v jednotkách [$\text{mg.m}^2.\text{den}^{-1}$], případně [$\mu\text{g.m}^2.\text{den}^{-1}$].

Pro výpočet specifické rychlosti ztrát sedimentací různých taxonů jsem použila vzorce podle PTACNIK *et al.* (2003). Nejdříve jsem spočetla specifickou rychlost čisté produkce jako:

$$p_n = 1/t * \ln(N_t / N_o)$$

p_n	specifická čistá růstová rychlost [den^{-1}]
t	počet dnů
N_o	abundance druhu v čase 0 [n.ml^{-1}]
N_t	abundance druhu v čase t [n.ml^{-1}]

Následně byla vypočtena specifická rychlost ztrát sedimentací (**I**) jako:

$$I = p_n * (C / (N_t - N_o))$$

I	specifická rychlost ztrát sedimentací [den^{-1}]
C	počet buněk v sedimentačních lapačích v časovém intervalu 0–t [n.ml^{-1}]

3.3.5. Rozsivkové preparáty

Preparáty pro určování rozsivek jsem připravila z fixovaných vzorků. Lugolův roztok jsem ze vzorku vypláchla jeho několikanásobnou centrifugací s destilovanou vodou. Jelikož se jednalo o poměrně čisté planktonní vzorky, odstraňování anorganických zbytků ze schránek pomocí oxidace peroxidem vodíku nebylo nutné (HOUK & MARVAN 1993). Kapku dostatečně zkoncentrovaného centrifugátu jsem nanesla na krycí sklíčko a vysušila na plotýnce, dokud hmota na sklíčku nezšedivěla. Na podložní sklíčko jsem nanesla kapku Naphraxu - světlolomného média rozpuštěného v toluenu a nad kahanem zahřála. Zahříváním se z Naphraxu toluen uvolňuje. Do rozehtátého Naphraxu jsem přiložila krycí sklíčko se zbytky schránek rozsivek a opětovným zahříváním nad plamenem připravila trvalé preparáty, které byly připraveny k prohlížení.

3.3.6. Fotografická dokumentace

Fotografie jsem pořizovala na skanovacím elektronovém mikroskopu (SEM) JOEL 6380 v laboratoři elektronové mikroskopie Přírodovědecké fakulty UK. Preparát pro SEM jsem připravovala den předem. Směsný vzorek z vrstvy 0–4 m z průřezu celé sezóny 2007 jsem vařila společně s peroxidem vodíku v poměru 1:2 přibližně 30 minut. Po vychladnutí jsem vybělený vzorek několikrát propláchla centrifugací s destilovanou vodou. Získanou kapku zkoncentrovaného centrifugátu jsem nakápala na kovové válečky pokryté hliníkovou folií a nechala přes noc vyschnout. Vysušený vzorek bylo třeba před prohlížením pozlatit, jelikož vysušené biologické objekty jsou téměř elektricky a tepelně nevodivé. Snímky posloužily k přesnější determinaci druhů ze skupiny rozsivek (Bacillariophyceae).

3.3.7. Analýza dat

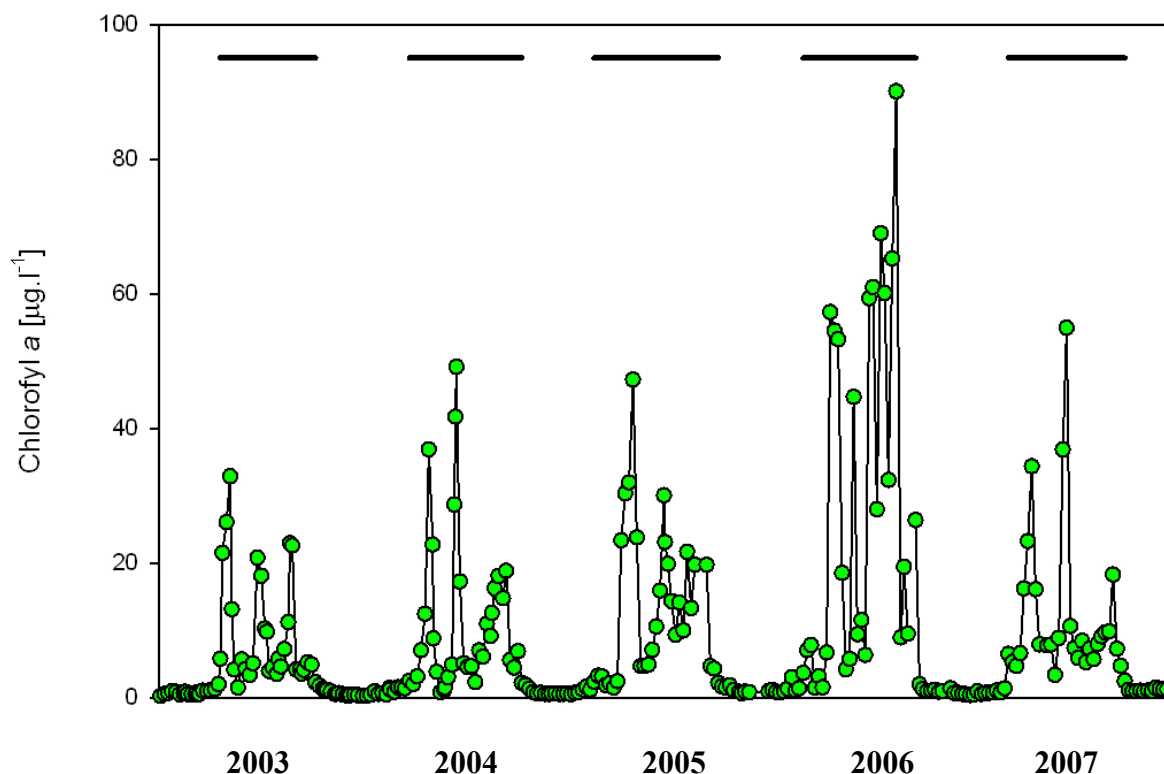
Pro všechna grafická zobrazení byl použit program *SigmaPlot 11.0*. Testování sezónnosti výskytu jednotlivých druhů a jejich korelace s vybranými limnologickými charakteristikami (pro účely této práce poskytl doc. J. Hejzlar z HBÚ AV ČR) jsem provedla pomocí mnohorozměrné statistické analýzy v programu *CANOCO for Windows 4.5* (ter Braak & Šmilauer 1998). Ordinační diagramy byly vytvořeny programem *CanoDraw for Windows 4.0* (ter Braak & Šmilauer 2002). Pro analýzu byly v závislosti na délce gradientů (zjištěné detrendovanou korespondenční analýzou, DCA) vhodné použity jak lineární (PCA, RDA) tak unimodální ordinační metody (CCA). Statistická průkaznost proměnných byla testována Monte Carlo permutačními testy na hladině významnosti $p = 0,05$.

4. VÝSLEDKY

4.1. Sezónní změny fytoplanktonu Slapské nádrže v letech 2003–2007

4.1.1. Sezónní změny koncentrace chlorofylu *a*

Měření koncentrace chlorofylu *a* bylo na stanici Nebřich prováděno pravidelně v týdenních intervalech od roku 2003 a dosud pokračuje. Průběh koncentrací z let 2003–2007 ze směšného vzorku odebraného z vrstvy 0–4 m je spolu s dobou trvání teplotní stratifikace zobrazen na Obr. 3. Tato vrstva je ve Slapské nádrži zhruba považována za zónu eufotickou, tedy za hloubku, kam proniká alespoň 0,1 % z celkového světelného záření dopadajícího na hladinu (JAVORNICKÝ 1966a; FOTT osobní sdělení, podle pravidelných měření profilů fotosynteticky aktivního záření (PAR) prováděných v letech 2003–2005).



Obr. 3. Sezónní vývoj koncentrace chlorofylu *a* ve Slapské nádrži v týdenních intervalech ze směšného vzorku (vrstva 0–4 m) v letech 2003–2007 s vyznačenou dobou trvání teplotní stratifikace.

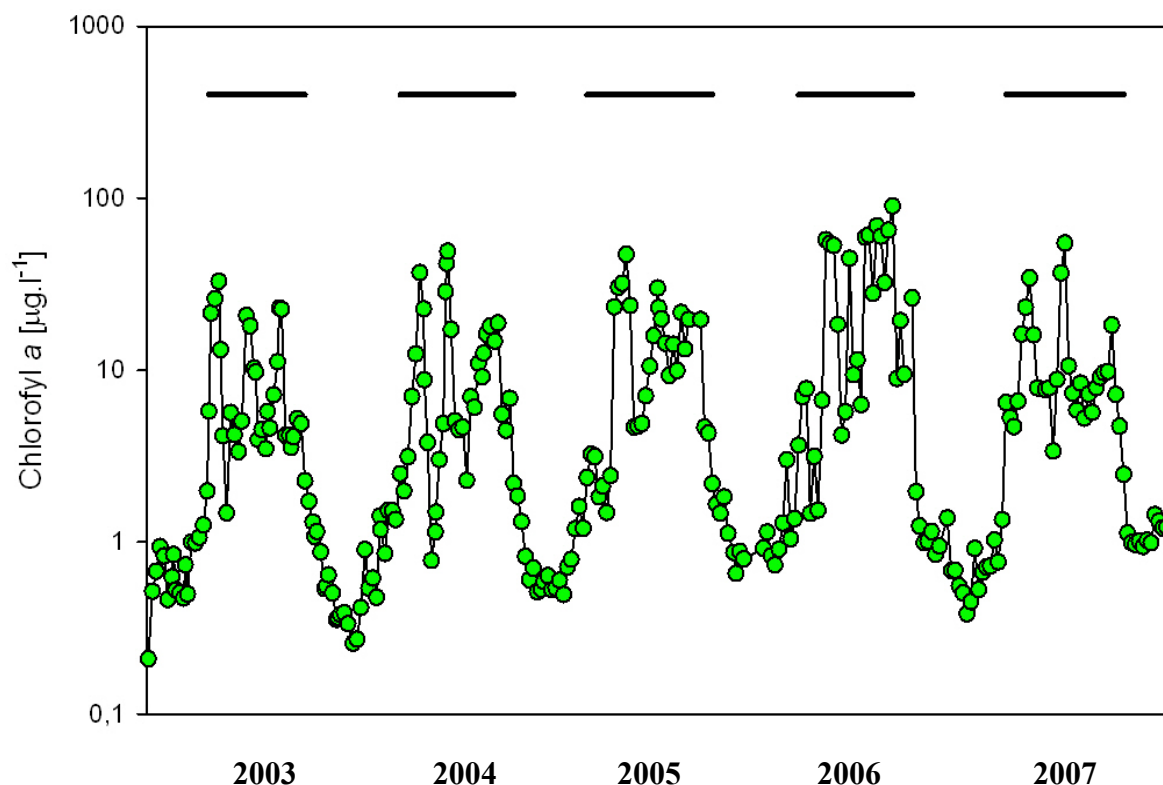
Týdenní odběry ukázaly velmi zřetelně pravidelný výskyt tří maxim koncentrace chlorofylu *a* během jedné sezóny. Tyto vrcholy koncentrace chlorofylu *a* se ve studovaných letech vyskytly každoročně. Trochu odlišný byl svým průběhem rok 2006. Velmi vysoká koncentrace chlorofylu *a* byla v tomto roce překvapivě naměřena 10. června, v období tzv. fáze čiré vody (průhlednost se v tomto období pohybovala okolo 4 m, data HBÚ AV ČR). Koncentrace chlorofylu *a* dosáhla hodnoty přes 40 $\mu\text{g.l}^{-1}$, srovnatelné s hodnotami absolutních maxim, které se objevily v průběhu ostatních sledovaných let. V roce 2006 velmi kolísaly i koncentrace během letních měsíců, a to každý týden přibližně v rozmezí 27–90 $\mu\text{g.l}^{-1}$.

První, velmi strmý vzestup koncentrace chlorofylu *a* po zimních měsících nastal ve sledovaných letech na začátku dubna, svého vrcholu dosáhl ke konci měsíce v roce 2006 a 2007 a během prvního květnového týdne v letech 2003, 2004 a 2005. Čtrnáct dní po dosažení maxima poklesla koncentrace chlorofylu *a* opět k velmi nízkým hodnotám. V roce 2003 a 2004 nepřesáhla koncentraci 1 $\mu\text{g.l}^{-1}$, což jsou hodnoty srovnatelné se zimním obdobím. Toto období velmi nízké koncentrace fytoplanktonu je označováno jako tzv. období čiré vody („clear water“). Načasování a průběh jarního vzestupu a poklesu biomasy řas bylo velmi stabilní a v různých letech se lišilo jen málo.

Druhé roční maximum fytoplanktonu se začínalo ve všech sledovaných letech vyvíjet od začátku června. Tento „letní vrchol“ trval přibližně do poloviny července a jeho maximální hodnoty se v jednotlivých letech lišily. Nejvyšší koncentrace chlorofylu *a*, 90 $\mu\text{g.l}^{-1}$, byla naměřena 26. srpna 2006. Jak už bylo zmíněno výše, rok 2006 se svým letním a podzimním průběhem značně odlišuje od ostatních sledovaných let. Letní maximální koncentrace chlorofylu *a* dosahovala ve zbývajících letech hodnot 20–50 $\mu\text{g.l}^{-1}$.

Třetí, „podzimní maximum“, se v roce 2003 vytvořilo na konci srpna a od září již nepřekročila koncentrace chlorofylu *a* hodnotu 5 $\mu\text{g.l}^{-1}$. V ostatních letech to bylo zhruba o měsíc později, tedy na konci září.

S nástupem podzimního míchání koncentrace chlorofylu *a* pravidelně velmi strmě klesla k nízkým hodnotám kolem 1 $\mu\text{g.l}^{-1}$ a tento stav se výrazně nezměnil po celé zimní období. Zajímavé je, že minimálních hodnot bylo ve většině případů dosaženo krátce po zimním slunovratu. Na Obr. 4 je týž sezónní průběh koncentrace chlorofylu *a* zobrazen v logaritmickém měřítku, které názorněji zobrazuje změny během zimního období.



Obr. 4. Logaritmičké zobrazení průběhu koncentrace chlorofylu *a* ve Slapské nádrži v týdenních intervalech ze směsného vzorku (vrstva 0–4 m) v letech 2003–2007 s vyznačenou dobou trvání teplotní stratifikace.

4.1.2. Druhové složení fytoplanktonu

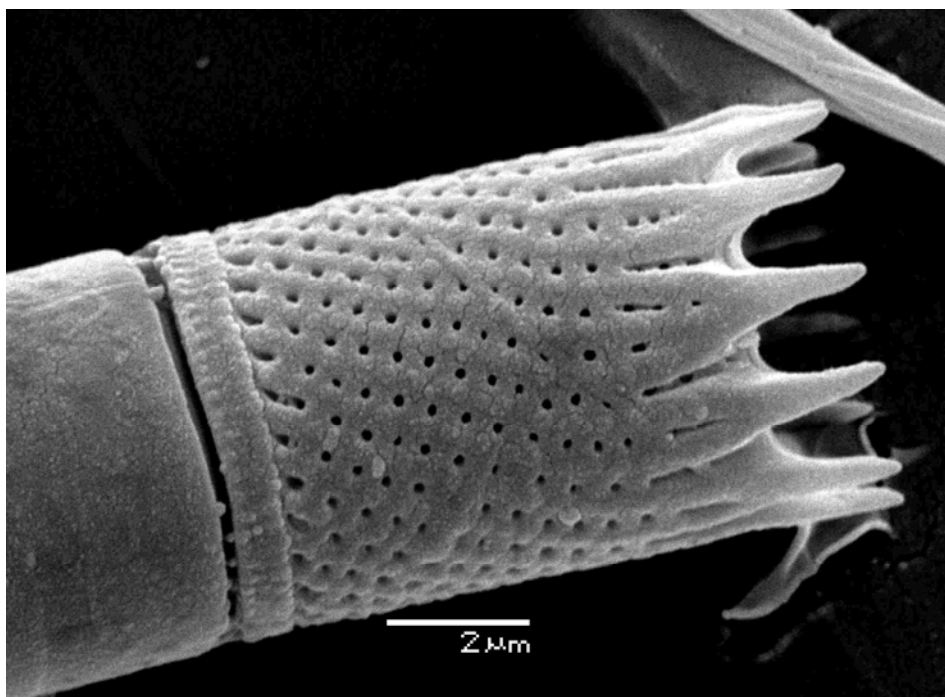
V období maxim fytoplanktonu se v letech 2003–2007 ve Slapské nádrži vyskytovaly druhy z osmi taxonomických skupin. Hojně byly zastoupeny zejména sinice (Cyanobacteria), rozsivky (Bacillariophyceae) a zelené řasy (Chlorophyta). Seznam druhů, které jsem determinovala ve sledovaných sezónách, je uveden v Tab. 1. Protože detailní analýza druhového složení nebyla hlavním cílem této práce a většina vzorků byla zpracovávána v podobě vzorků fixovaných Lugolovým roztokem, byla determinace provedena v mnoha případech jen do úrovně rodu. Na Obr. 5–8 jsou snímky z elektronového mikroskopu, které dokumentují některé běžně se vyskytující nepohyblivé druhy fytoplanktonu Slapské nádrže, kterým je v této práci věnována největší pozornost. V Tab. 1 jsou uvedeny i taxony, které se sice vyskytovaly v planktonních vzorcích, ale jedná se primárně o bentické či litorální typy (zejména některé penátní rozsivky).

Tab. 1. Seznam druhů sinic a řas pozorovaných v planktonu Slapské nádrže v letech 2003–2007.

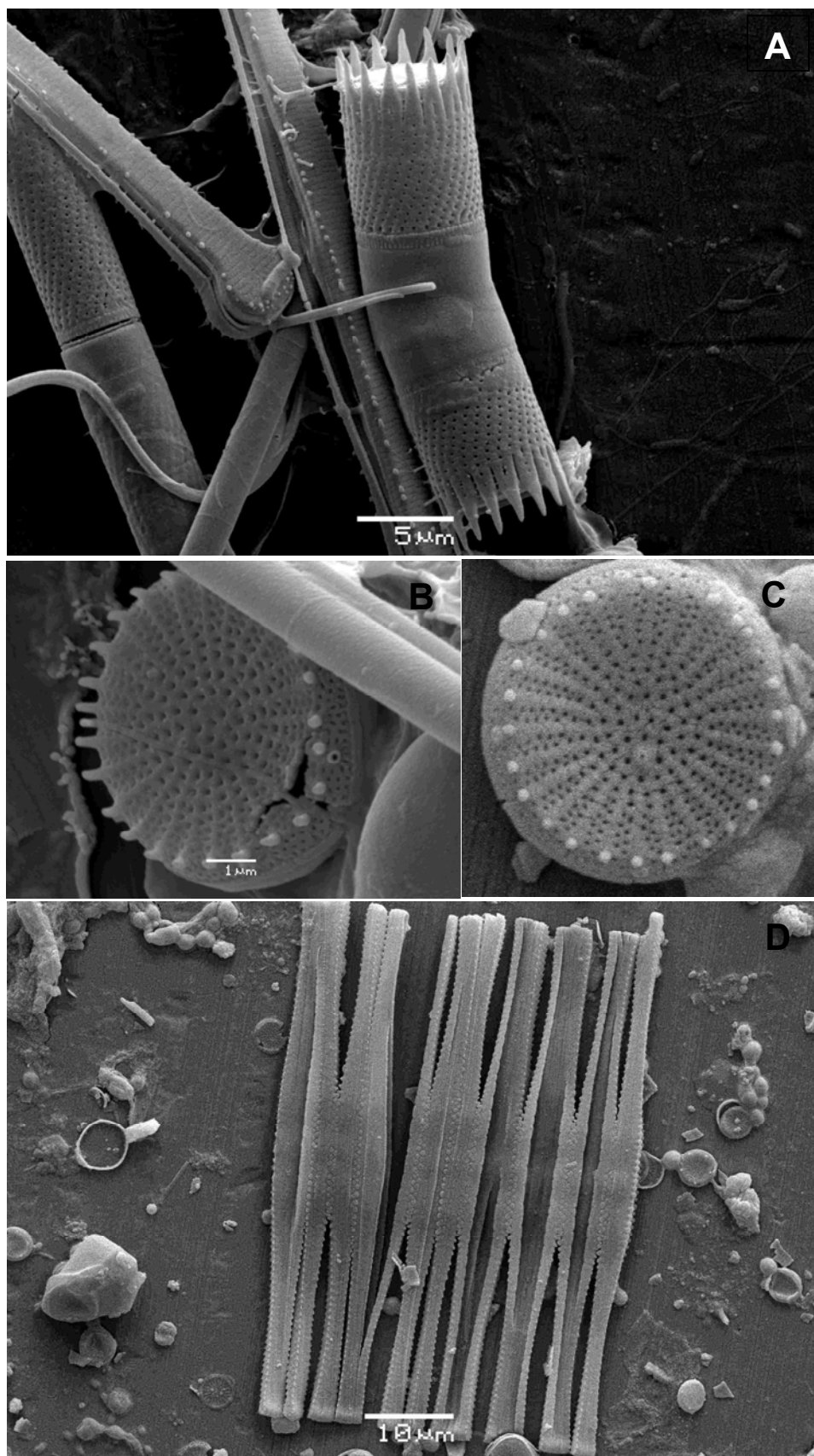
	DRUH
Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> sp.
	<i>Aphanothaece</i> sp.
	<i>Cyanotheace aeruginosa</i> (Nägeli) Komárek
	<i>Gomphospaeria</i> sp.
	<i>Chroococcus</i> sp.
	<i>Microcystis</i> sp.
	<i>Oscillatoria</i> sp.
	<i>Pseudanabaena</i> sp.
	<i>Woronichinia naegeliana</i> (Unger) Elenkin
Dinophyceae	<i>Ceratium hirundinella</i> (O.F.Müller) Schrank
	<i>Peridinium</i> sp.
Cryptophyceae	<i>Cryptomonas curvata</i> Ehrenberg
	<i>Cryptomonas marsonii</i> Skuja
	<i>Cryptomonas reflexa</i> Skuja
	<i>Plagioselmis lacustris</i> Pasch. et Ruttner
	<i>Plagioselmis nannoplanktica</i> (Skuja) Novar. et Morr
Chrysophyceae	<i>Dinobryon</i> sp.
Synurophyceae	<i>Mallomonas</i> sp.
Baccilariophyceae	<i>Asterionella formosa</i> Hassall
	<i>Aulacoseira</i> spp.
	<i>Cocconeis</i> sp.
	<i>Cyclostephanos</i> spp.
	<i>Cyclotella</i> spp.
	<i>Cymatopleura</i> sp.
	<i>Cymbella</i> sp.
	<i>Diploneis</i> sp.
	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton
	<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bertalot
	<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg
	<i>Gomphonema clavatum</i> Ehrenberg
	<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst
	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow
	<i>Melosira varians</i> Agardh
	<i>Navicula gregaria</i> Donkin
	<i>Navicula lanceolata</i> (Agardh) Ehrenberg
	<i>Navicula</i> sp.
	<i>Nitzschia</i> sp.
	<i>Stephanodiscus parvus</i> Stoermer & Håkansson
	<i>Stephanodiscus</i> sp.
	<i>Surirella</i> sp.

Tab.1. pokračování

	DRUH
Chlorophyta	<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda
	<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim
	<i>Coelastrum</i> sp.
	<i>Chlamydomonas</i> sp.
	<i>Crucigenia</i> sp.
	<i>Crucigeniella</i> sp.
	<i>Dictyosphaerium</i> sp.
	<i>Kirchneriella</i> sp.
	<i>Koliella</i> sp.
	<i>Monoraphidium</i> spp.
	<i>Oocystis marsonii</i> Lemm.
	<i>Oocystis lacustris</i> Chod.
	<i>Pandorina</i> sp.
	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Meneghini
	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen
	<i>Scenedesmus</i> spp.
	<i>Tetrastrum</i> sp.
	<i>Tetraëdron</i> sp.
Desmidiaceae	<i>Closterium limneticum</i> Lemm.
	<i>Cosmarium</i> sp.
	<i>Eudorina elegans</i> Ehrenberg
	<i>Pseudostaurastrum</i> sp.
	<i>Staurastrum planctonicum</i> Teiling
Euglenophyceae	<i>Euglena</i> sp.
	<i>Phacus</i> sp.
	<i>Trachelomonas</i> sp.

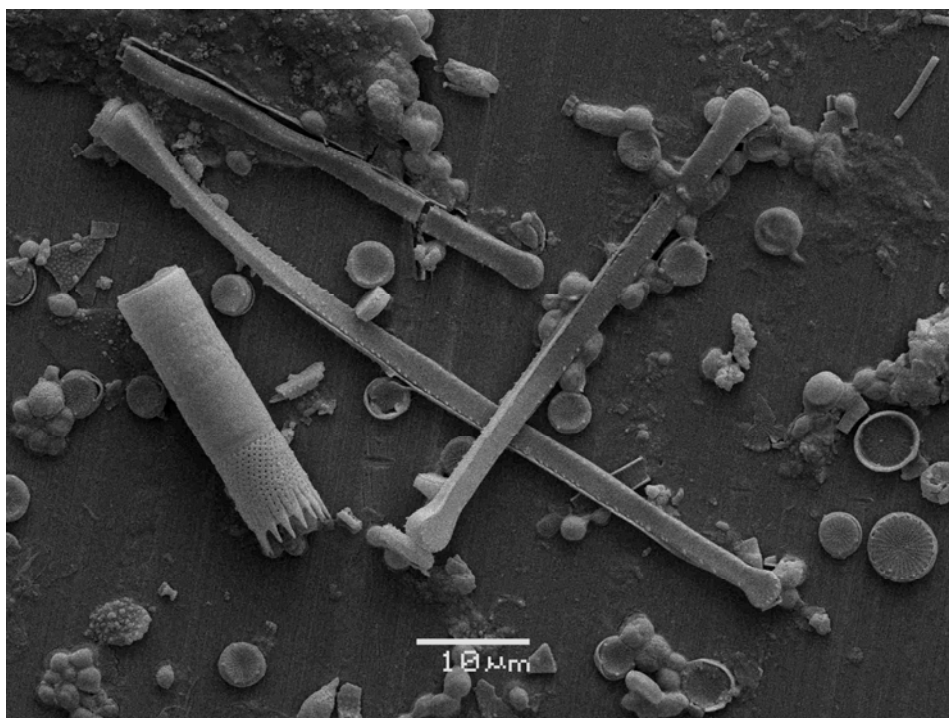


Obr. 5. *Aulacoseira subarctica*, detail.

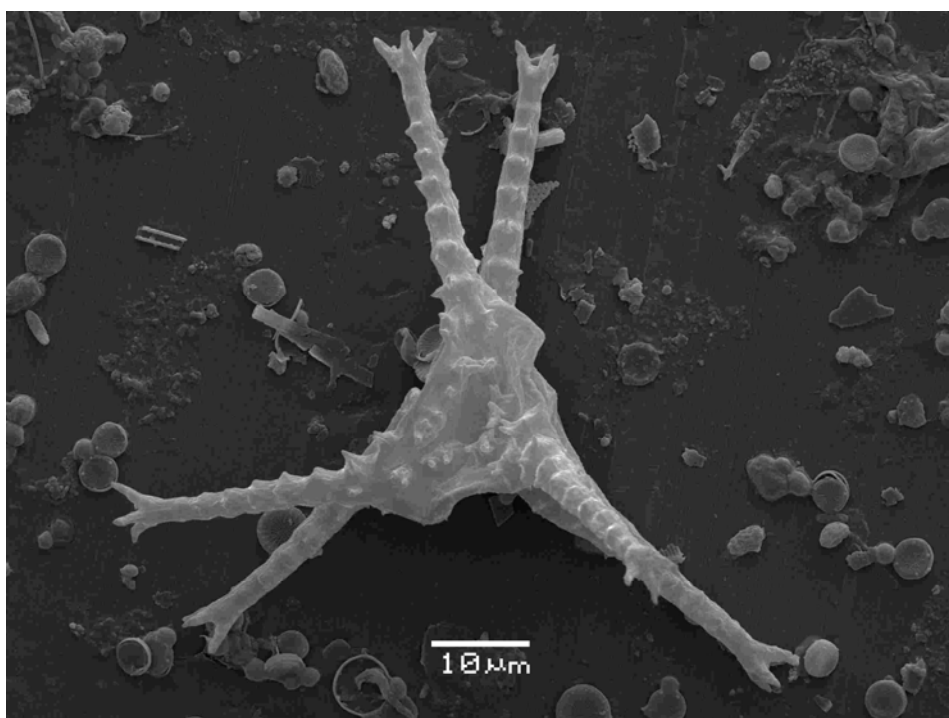


Obr. 6.

A – *Aulacoseira subarctica*; B, C – *Stephanodiscus parvus*, D – *Fragilaria crotonensis*.



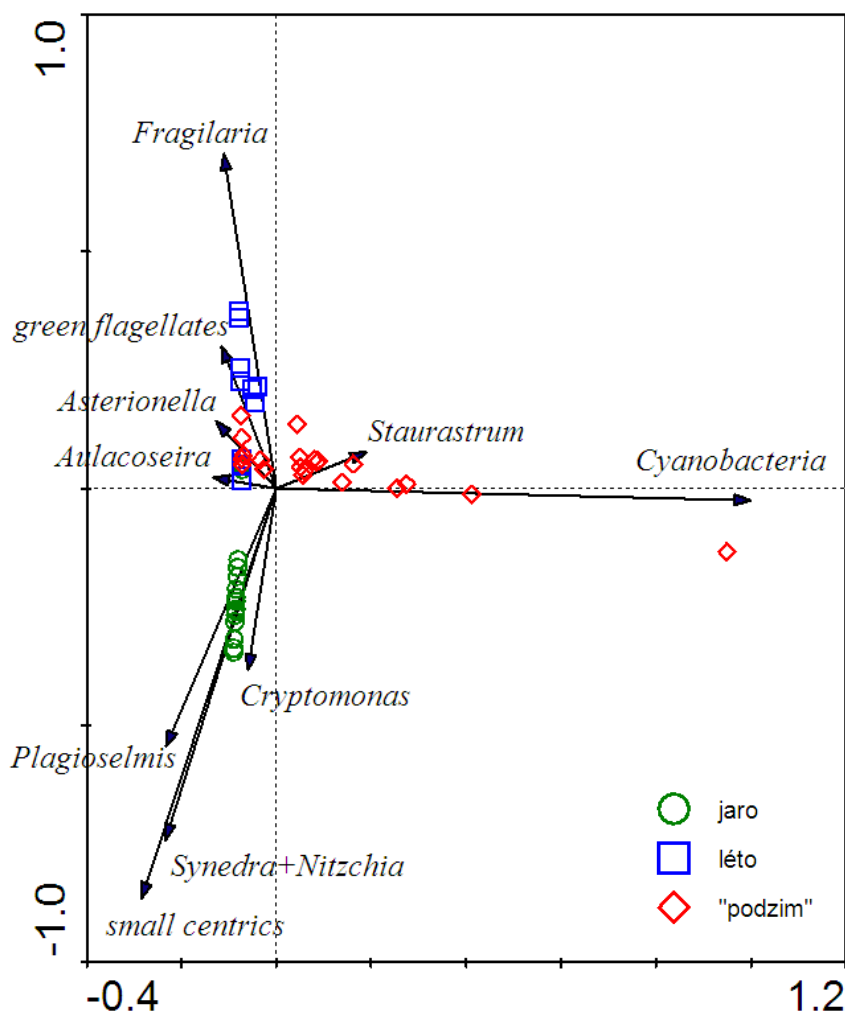
Obr. 7. Celkový pohled na společenstvo rozsivek Slapské nádrže.



Obr. 8. *Staurastrum planctonicum*.

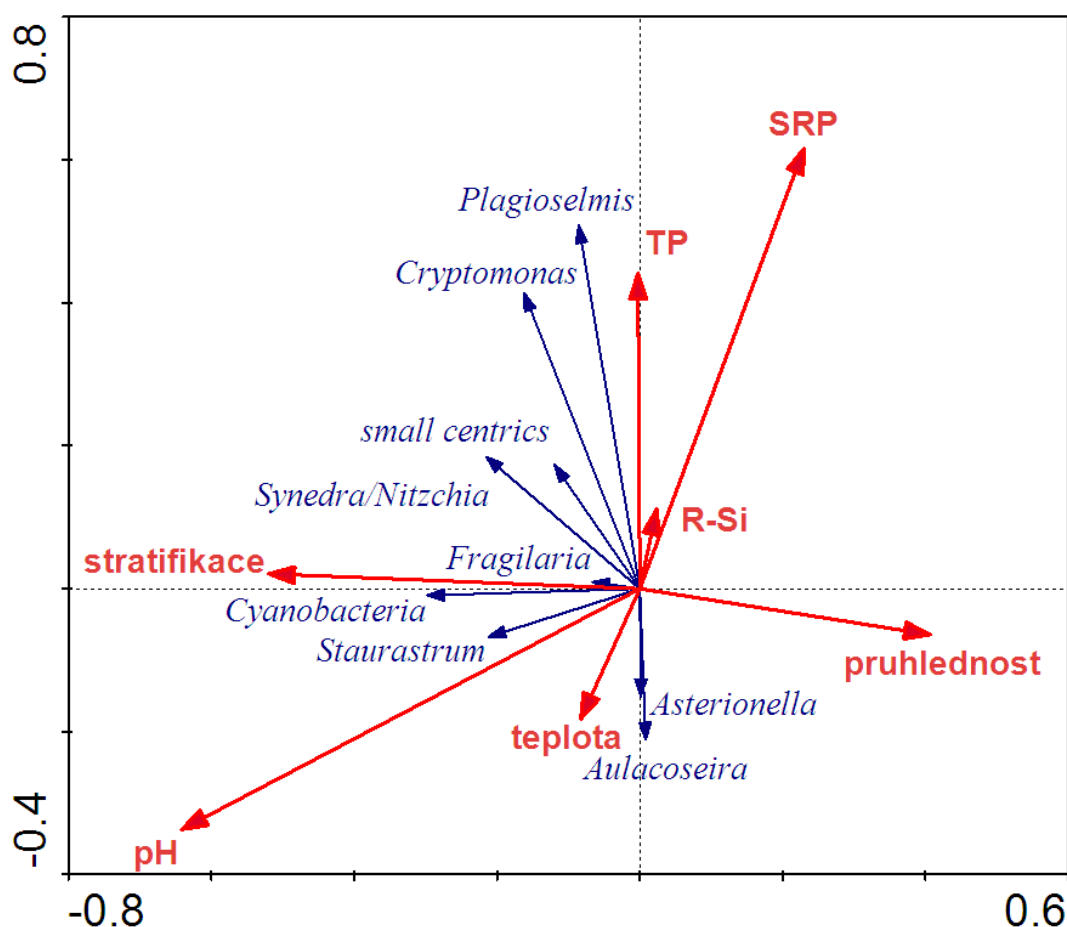
4.1.3. Analýza sezónnosti druhového složení fytoplanktonu a jeho vztahu k fyzikálně-chemickým parametrům Slapské nádrže

Použití nepřímé lineární mnohorozměrné statistické analýzy - PCA přehledně zobrazilo korelaci abundancí dominantních druhů či skupin sinic a řas s určitým obdobím sezóny v letech 2003–2007 (Obr. 9). První dvě osy vysvětlily 93,6 % celkové variability. Z grafu je patrné, že druhové složení fytoplanktonu je možné během sezóny rozdělit do pomyslných tří skupin, které zhruba odpovídají pozorovaným třem vrcholům koncentrace chlorofylu *a*. Tyto skupiny jsou pojmenovány podle ročního období, ve kterém dané druhy dominovaly. Během jarního maxima se vedle malých centrických rozsivek hojně vyskytovali zástupci rodů *Cryptomonas*, *Plagioselmis*, *Synedria*, *Nitzchia* a *Aulacoseira* spp. Tato skupina je jednotná a velmi zřetelně odlišená od ostatních. Do tzv. „letní“ skupiny je možné zahrnout druh *Fragilaria crotonensis* a méně druhy *Asterionella formosa* a *Aulacoseira* spp. V hojném počtu se vyskytovali i zelení bičíkovci, převážně z rodu *Chlamydomonas*. Konec léta, „podzimní období“, bylo většinou tvořeno skupinou Cyanobacteria a krásivkou *Staurastrum planctonicum*. Druhé dvě skupiny nejsou tak zřetelně vymezené jako druhové složení jarního maxima, avšak rozdílnost mezi nimi je patrná.



Obr. 9. Nepřímá gradientová analýza (PCA) zobrazující rozdělení dominantních druhů a skupin fytoplanktonu Slapské nádrže během sezóny. Data z let 2003–2007 z období tří ročních maxim koncentrace chlorofylu *a*.

Zobrazené druhy/skupiny: *Fragilaria crotonensis*, green flagellates – bičíkovci ze skupiny Chlorophyceae, *Asterionella formosa*, *Aulacoseira* spp., *Plagioselmis* spp., *Cryptomonas* spp., small centrics – malé nekoloniální centrické rozsivky, *Synedria*+*Nitzchia* – jednobuněčná *Fragilaria* spp.+*Nitzchia* sp., *Staurastrum planctonicum*, Cyanobacteria – sinice.



Obr. 10. Přímá gradientová analýza (RDA) vztahu abundancí dominantních druhů a skupin fytoplanktonu v období tří sezónních maxim a vybraných fyzikálně-chemických parametrů Slapské nádrže v letech 2003–2007 (data poskytl HBÚ AV ČR).
R-Si – rozpuštěný reaktivní křemík, TP – celkový fosfor, SRP – rozpuštěný reaktivní fosfor. Zobrazené druhy/skupiny fytoplanktonu viz Obr. 9.

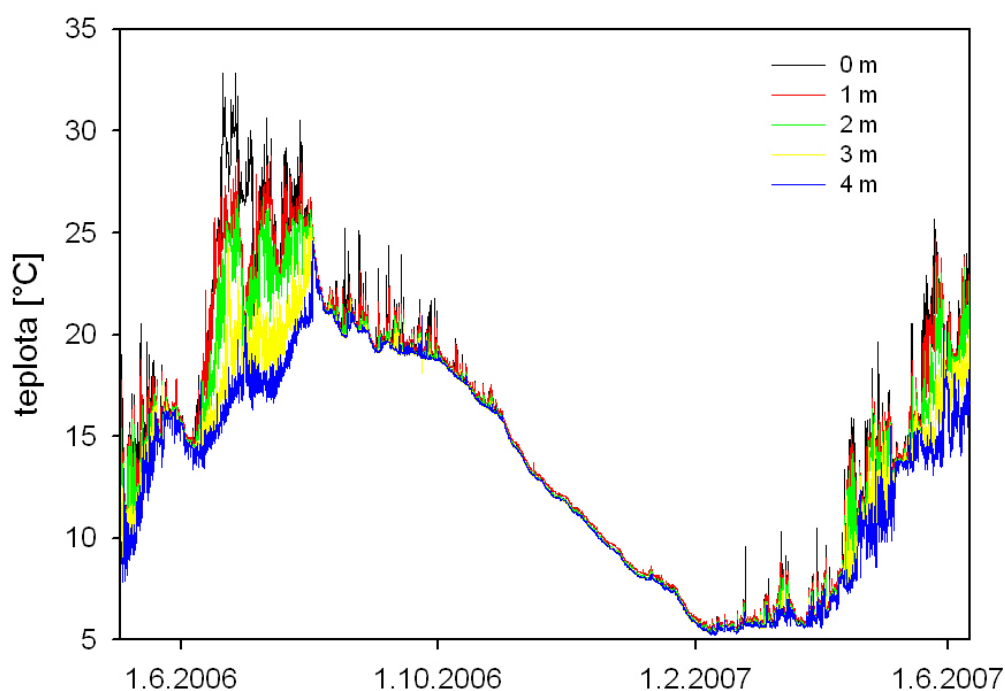
Data o druhovém složení fytoplanktonu z období tří maxim v letech 2003–2007 byla dále korelována s vybranými fyzikálně-chemickými parametry Slapské nádrže pomocí přímé gradientové analýzy (RDA, Obr. 10). Jako jediný statisticky signifikantní faktor ovlivňující druhové složení maxim byl zjištěn vliv sezóny (tj. příslušnost k jarnímu, letnímu, respektive „podzimnímu“ vrcholu), který vysvětlil 34,6 % variability. V další analýze byl vliv tohoto faktoru odfiltrován jako kovariáta, vliv vybraných fyzikálně-chemických parametrů však nebyl statisticky významný a tyto parametry vysvětlily dohromady celkem 13,8 % druhové variability (Obr. 10).

4.2. Limnologické parametry Slapské nádrže v roce 2007 a hodnocení pokusu se sedimentačními lapači.

4.2.1. Průběh teploty v hloubce 0–4 m

Průběh teplot naměřených datalogery, které byly umístěny těsně pod hladinou a v hloubkách 1 m, 2 m, 3 m a 4 m od dubna 2006 do června 2007 shrnuje Obr. 11.

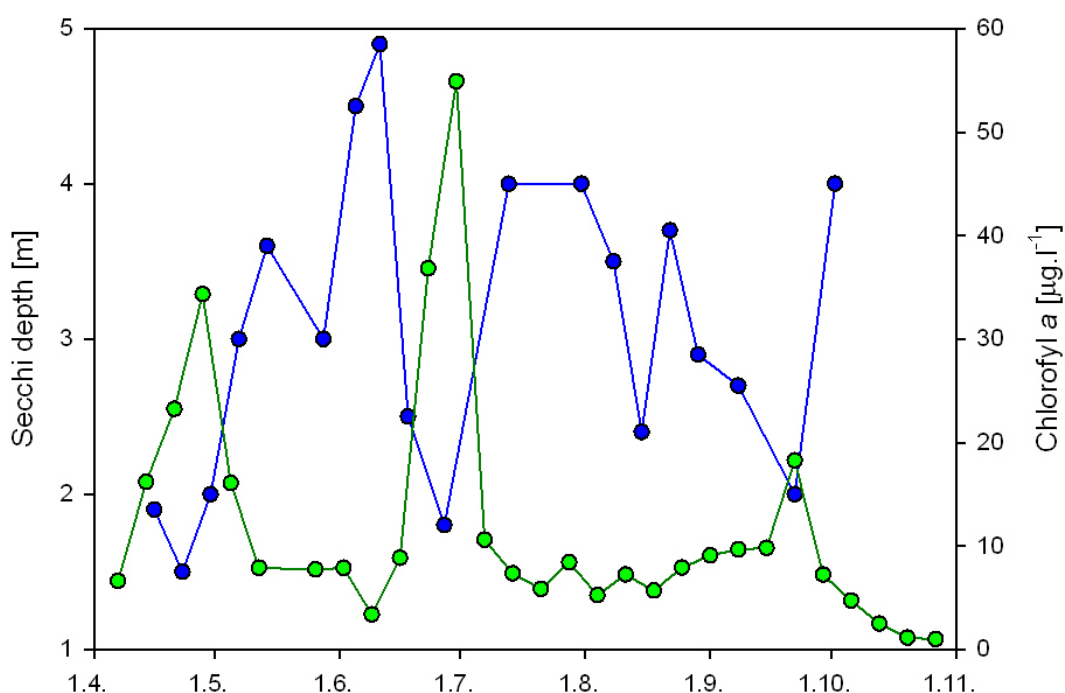
S příchodem jara docházelo postupně ke stratifikaci vodního sloupce a rozdíly teplot mezi hladinou a hloubkou 4 m byly kolem 5 °C. Začátkem června 2006 došlo k promíchání celé této vrstvy, jejíž teplota byla 15 °C. Následná stratifikace, kde maximální teploty hladiny dosahovaly až 30 °C, se udržela do začátku srpna, poté se opět celá vrstva horních čtyř metrů promíchala. Od té doby docházelo k výraznější stratifikaci horního sloupce 4 m jen několikrát a jeho teplota postupně klesala až k hodnotě 5 °C zaznamenané v únoru roku 2007. Následující jaro byla stratifikace vrstvy 0–4 m stejně jako v roce předchozím přerušena promícháním při teplotě zhruba 14 °C, tentokrát v první polovině května.



Obr. 11. Průběh teploty v letech 2006–2007 zaznamenaný datalogery umístěnými na hladině a v hloubkách 1 m, 2 m, 3 m a 4 m na stanici Nebřich.

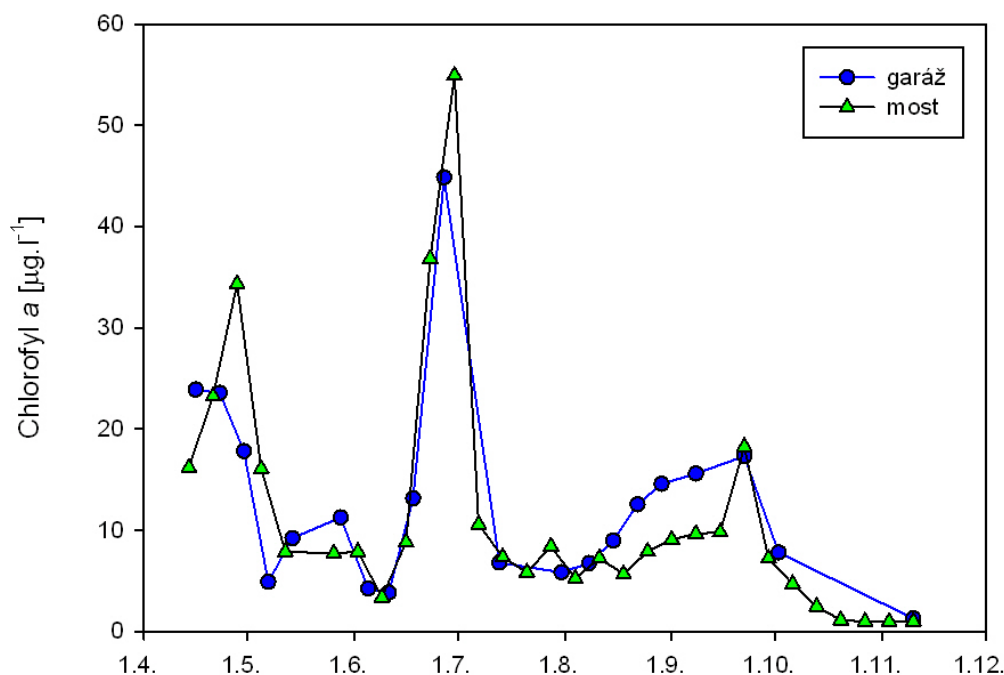
4.2.2. Sezónní vývoj průhlednosti a koncentrace chlorofylu *a*

Naměřené hodnoty průhlednosti byly v dobré shodě s průběhem koncentrace chlorofylu *a* jako míry biomasy fytoplanktonu, což je zachyceno na Obr. 12. Je zřejmé, že průhlednost dosáhla nejnižších hodnot při třech ročních maximech koncentrace chlorofylu *a* ve vrstvě 0–4 m. V průběhu sledované sezóny, kdy koncentrace chlorofylu *a* nepřesáhly $10 \mu\text{g.l}^{-1}$, byly hodnoty průhlednosti naměřené Secchiho deskou mezi třemi a čtyřmi metry. Největší průhlednost byla naměřena 11. června a dosáhla hodnoty 4,9 m v období tzv. čiré vody. Poměrně prudký pokles průhlednosti pozorovaný v polovině srpna byl pravděpodobně způsoben anorganickým zbarvením vody.



Obr. 12. Sezónní průběh koncentrace chlorofylu *a* [$\mu\text{g.l}^{-1}$] (zeleně) a průhlednosti [m] (modře) ve Slapské nádrži v roce 2007.

V roce 2007 byly vzorky vody pro stanovení koncentrace chlorofylu *a* odebírány paralelně ze dvou různých míst nádrže, tj. z plovoucí garáže a z mostu. Obr. 13 porovnává průběhy naměřených koncentrací. Křivky se hodně shodují, jen hodnoty stanovené u garáže jsou trochu vyšší v pozdním létě než uprostřed nádrže. Může to být způsobeno navátím planktonu blíže ke břehu.

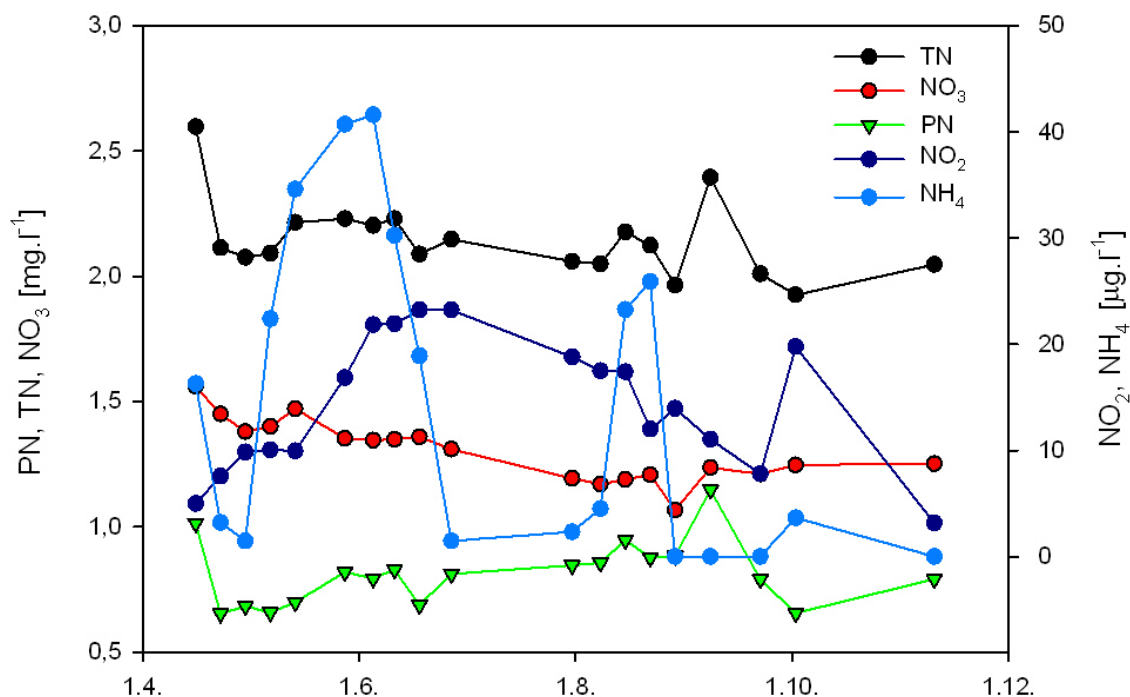


Obr. 13. Porovnání sezónního průběhu koncentrace chlorofylu a [$\mu\text{g.l}^{-1}$] na stanici Nebřich v roce 2007 odebíraného doc. Hrbáčkem ze Živohošťského mostu a z plovoucí garáže.

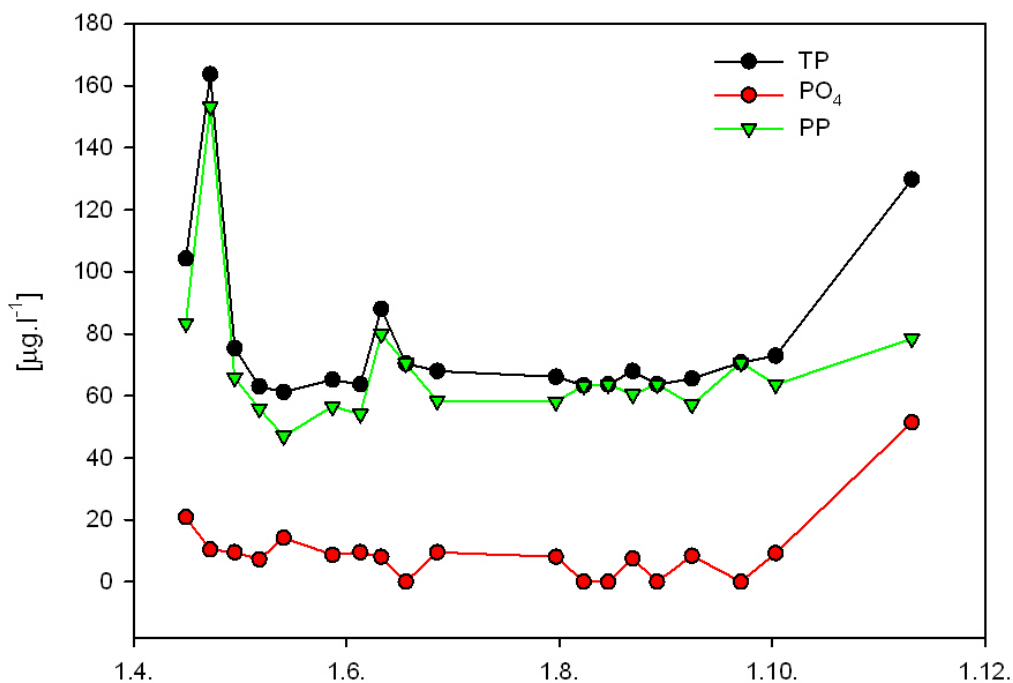
4.2.3. Sezónní vývoj koncentrace fosforu a dusíku

Koncentrace dusíku a fosforu byla měřena v roce 2007 ve vrstvě 0–4 m a v sedimentačních trapech. Průběhy koncentrací iontů dusíku (vyjádřené jako $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$), celkového (TN) a partikulovaného dusíku (PN) z horních čtyř metrů vodního sloupce ukazuje Obr. 14. Ve dnech 29. 8., 8. 9. a 10. 11. 2007 došlo k úplnému vyčerpání amonného iontu z vodního sloupce horních čtyř metrů, 30. 4. a 27. 6. se jeho hodnoty k nulovým velmi přibližovaly.

Koncentrace fosforečnanového fosforu ($\text{PO}_4\text{-P}$), celkového (TP) a partikulovaného fosforu (PP) a jejich změny během sezóny 2007 jsou zobrazeny na Obr. 15. Nulové hodnoty koncentrace fosforečnanového iontu v horních čtyřech metrech vodního sloupce jsme naměřili 18. 6., 8. 8., 15. 8., 29. 8. a 22. 9. 2007. Nejvyšší koncentrace partikulovaného a celkového fosforu dosahovala hodnoty okolo $160 \mu\text{g.l}^{-1}$ koncem dubna. Poté jejich koncentrace klesly a zůstaly skoro neměnné až do podzimního míchání, kdy se opět začala zvyšovat koncentrace celkového fosforu, a to zejména kvůli zvyšující se koncentraci fosforečnanů, resuspendovaného při podzimním míchání ze spodních vrstev vodního sloupce. Koncentrace partikulovaného fosforu se v průběhu sezóny výrazněji nezměnila.



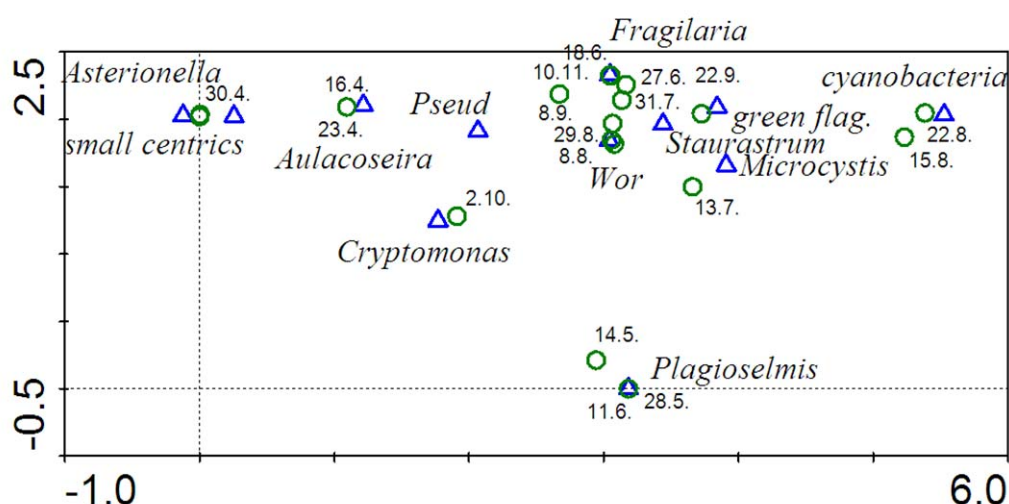
Obr. 14. Sezónní průběh koncentrací dusičnanového ($\text{NO}_3\text{-N}$), dusitanového ($\text{NO}_2\text{-N}$), amonného ($\text{NH}_4\text{-N}$) dusíku, celkového (TN) a partikulovaného dusíku (PN) ve vrstvě 0–4 m na stanici Nebřich v roce 2007.



Obr. 15. Sezónní průběh koncentrací fosforečnanů ($\text{PO}_4\text{-P}$), celkového (TP) a partikulovaného (PP) fosforu ve vrstvě 0–4 m na stanici Nebřich v roce 2007.

4.2.4. Analýza druhového složení fytoplanktonu v roce 2007

V roce 2007 byly počítány vzorky nejen v období maxim fytoplanktonu (jako v letech 2003–2006), ale v průběhu celé sezóny. Z nepřímé gradientové analýzy (DCA) je zřejmý sezónní vývoj druhového složení fytoplanktonu v roce 2007 ve vrstvě 0–4 m (Obr. 16). Prvními druhy, které dominovaly ve fytoplanktonu nádrže po skončení zimy byly *Asterionella formosa* a *Aulacoseira* spp. Oba tyto taxony se objevily brzy z jara. Poté se spolu s centrickými rozsivkami a zástupci rodu *Cryptomonas* podílely na tvorbě jarního maxima, ale po období fáze čiré vody z vodního sloupce vymizely a objevily se opět až s nástupem zimy. Při dosažení jarního maxima dne 23. dubna byla abundance rodu *Aulacoseira* spp. ~ 1500 buněk.ml⁻¹, nekoloniálních centrických rozsivek ~ 15000 buněk.ml⁻¹, druhu *Asterionella formosa* ~ 300 buněk.ml⁻¹ a *Cryptomonas* spp. 250 buněk.ml⁻¹. Řasy ze skupiny Cryptophyceae přetrvávaly ve vodním sloupci v průběhu celé sezóny, zejména abundance rodu *Plagioselmis* kolísala stále mezi 200–500 buněk.ml⁻¹. Během léta převažovala koloniální rozsivka *Fragilaria crotonensis* společně s malými zelenými bičíkovci (převážně z rodu *Chlamydomonas*) a se sinicemi z rodů *Woronichinia*, *Microcystis* a *Pseudanabaena*. Krátce, v období od poloviny do konce srpna převládaly ve vodním sloupci kulovité jednobuněčné sinice bez slizu, a jejich početnost dosáhla svého maxima ~ 21000 buněk.ml⁻¹ koncem srpna. V tomto období byly ostatní taxony silně potlačeny.



Obr. 16. Nepřímá gradientová analýza (DCA) druhových dat z roku 2007. Zobrazené druhy/skupiny fytoplanktonu viz Obr. 9, Wor – *Woronichinia naegeliiana*, Pseud – *Pseudanabaena* sp., cyanobacteria – nekoloniální jednobuněčné sinice.

4.2.5. Sezónní změny toků dominantních nepohyblivých druhů a jejich ztráty sedimentací

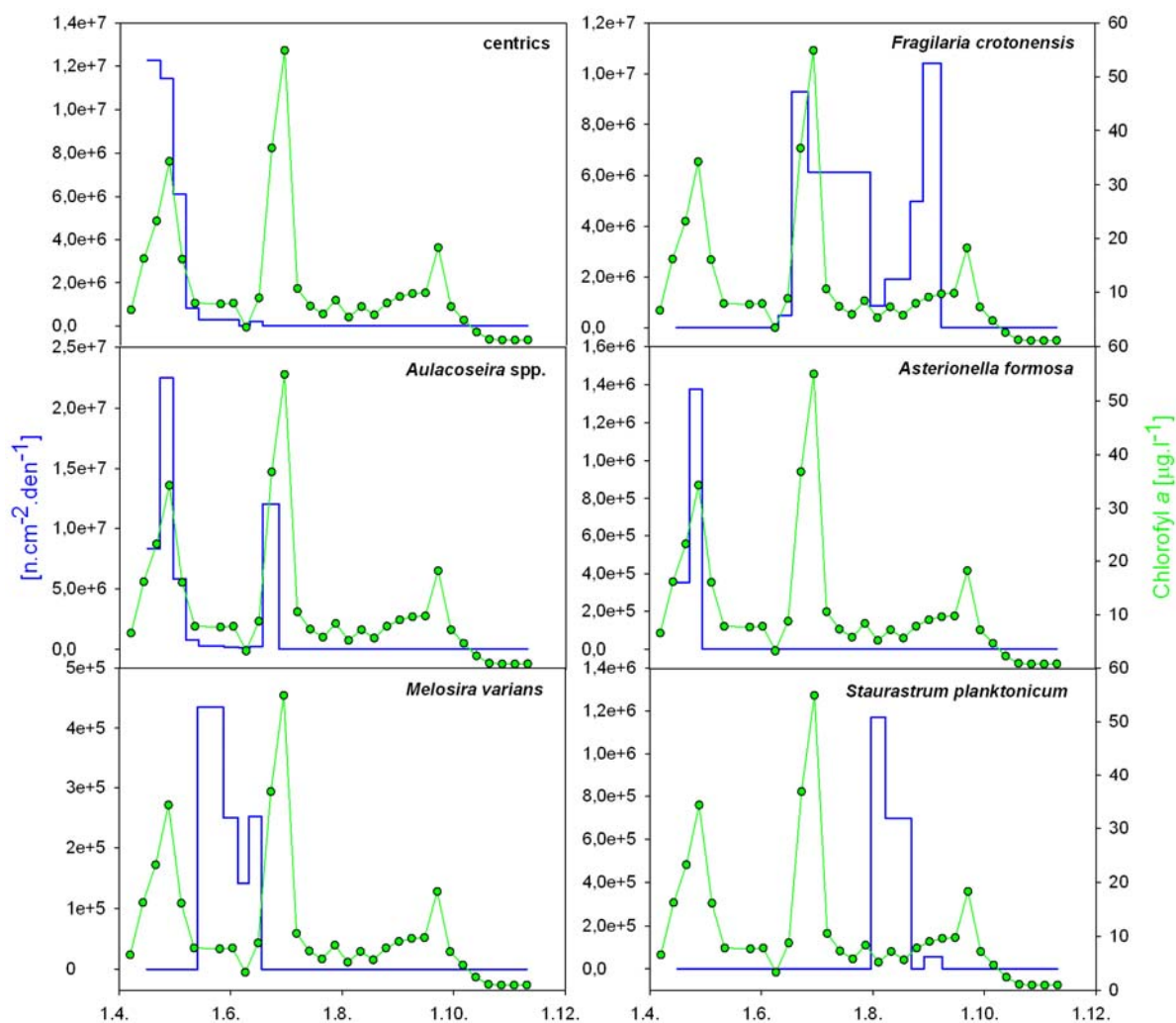
Toky z eufotické vrstvy byly stanoveny pro jednotlivé druhy ze skupiny Bacillariophyceae a pro krásivku *Staurastrum planktonicum* jako dominantních zástupců nepohyblivých druhů fytoplanktonu Slapské nádrže. Na Obr. 17 jsou zobrazeny toky zjištěné pomocí sedimentačních lapačů pro malé nekoloniální centrické rozsivky, druhy z rodu *Aulacoseira* spp. a druhy *Fragilaria crotonensis*, *Melosira varians*, *Asterionella formosa* a *Staurastrum planktonicum*. Pod pojmem malé centrické rozsivky jsou společně zahrnuty druhy z rodů *Cyclotella*, *Stephanodiscus* a *Cyclostephanos*, protože jednotlivé rody nebylo možné pod objektivem invertovaného mikroskopu dobře rozlišit. Počty buněk jednotlivých taxonů sedimentujících za jeden den na plochu jednoho cm² jsou vyneseny společně se sezónním průběhem koncentrace chlorofylu *a* v horních čtyř metrech nádrže. Na ústupu prvního ročního maxima řas měly vliv převážně malé centrické rozsivky, *Aulacoseira* spp. a druh *Asterionella formosa*. Počty sedimentovaných buněk prvních dvou zmíněných taxonů zachycených v lapačích za den dosahovaly hodnot ~ 10⁷. Stejných hodnot dosáhla i koloniální rozsivka *Fragilaria crotonensis* během druhého ročního vrcholu koncentrace chlorofylu *a* v nádrži. Před vytvořením třetího ročního maxima řas hojně vypadávaly z vodního sloupce nad lapači buňky druhů *Fragilaria crotonensis* a druhu *Staurastrum planktonicum*.

Rychlosti ztrát sedimentací byly spočítány pro jednotlivé nepohyblivé taxony během jejich dominantního výskytu v sezóně. Rozsahy rychlostí, kterých jednotlivé druhy během svého výskytu v nádrži dosahovaly, jsou uvedeny v Tab. 2.

Nejvyšší rychlost ztrát, 8,0 den⁻¹, byla stanovena pro mohutná vlákna druhu *Aulacoseira* spp.dne 30.4. Druhé nejvyšší rychlosti ztrát dosáhly 8.9. buňky druhu *Fragilaria crotonensis*. Naopak nejnižší rychlost ztrát byla zaznamenána u centrických rozsivek, jejich rychlost byla téměř neměnná. Pro druh *Asterionella formosa* byla vypočítána pouze jedna rychlost, protože potřebná primární data pro výpočet dalších rychlostí nebyla k dispozici.

Tab. 2. Rychlost ztrát sedimentací jednotlivých taxonů vypočtena podle PTACNIK *et al.* (2003). Postup výpočtu je uveden v kapitole 3.3.4. centrics – malé nekoloniální centrické rozsivky.

	I - sedimentation loss rate (den ⁻¹)
centrics	0,39–0,41
<i>Aulacoseira</i> spp.	2,20–8,00
<i>Fragilaria crotonensis</i>	0,43–4,0
<i>Asterionella formosa</i>	0,57



Obr. 17. Toky dominantních nepohyblivých taxonů do sedimentačních lapačů v průběhu roku 2007 (modře).

Zeleně je zobrazen průběh koncentrace chlorofylu *a* [$\mu\text{g.l}^{-1}$] ve vrstvě 0–4 m.
centrics – malé nekoloniální centrické rozsivky.

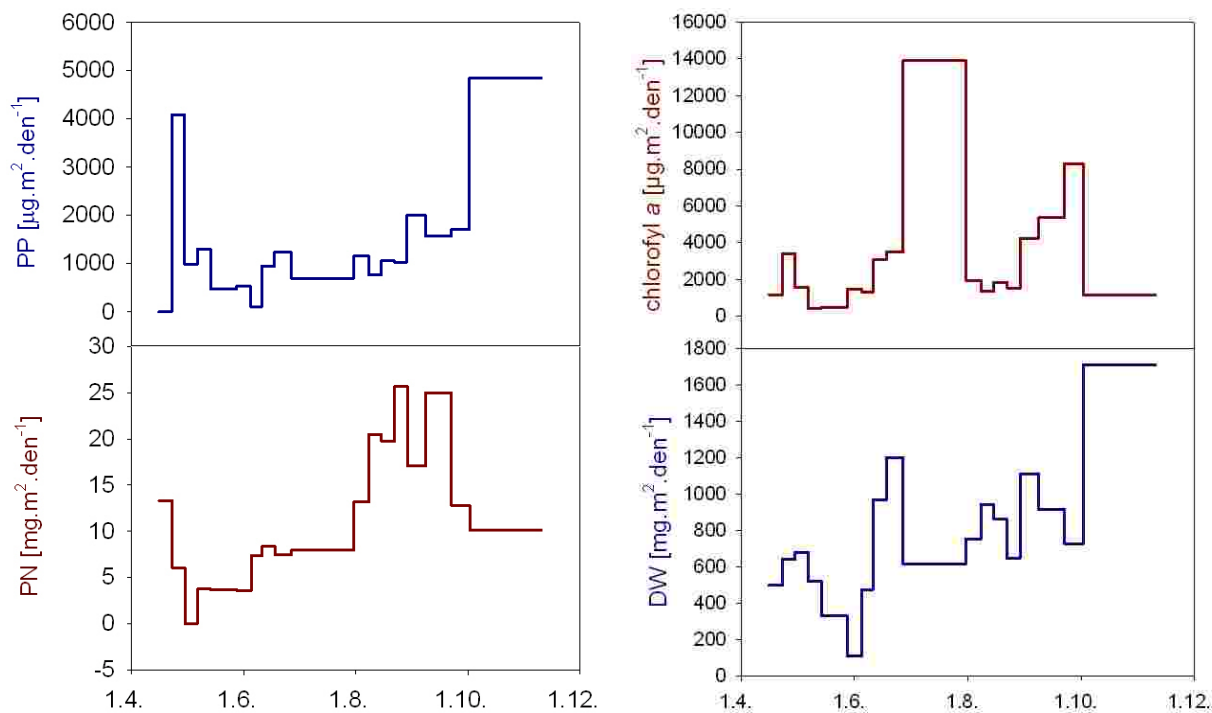
4.2.6. Sezónní změny toků partikulovaného dusíku a fosforu, koncentrace chlorofylu *a* a sušiny

Změny toků partikulovaného fosforu a dusíku zaznamenané v sedimentačních lapačích během roku 2007 ukazuje Obr. 18. Nejvíce partikulovaného fosforu sedimentovalo v dubnu, zatímco největší toky partikulovaného dusíku jsme naměřili koncem srpna a v září.

Na Obr. 18 jsou též zobrazeny toky chlorofylu *a* a sušiny. Toky chlorofylu *a* zhruba sledují sezónní průběh své koncentrace ve vrstvě 0–4 m. Nejvíce chlorofylu *a* vypadávalo

z vodního sloupce v létě, na jaře to pak bylo třikrát méně. Z grafu toků sušiny (DW) je zřejmé, že nejvíce sušiny sedimentovalo z horní vrstvy na jaře, během léta a na konci září.

Absolutně nejvyšší hodnota pak byla zjištěna 10. listopadu.



Obr. 18. Toky partikulovaného fosforu (PP), partikulovaného dusíku (PN), chlorofylu *a* a sušiny (DW) do sedimentačních lapačů během roku 2007.

5. DISKUZE

5.1. Parametry ovlivňující sezónní dynamiku fytoplanktonu

Ve složení společenstva fytoplanktonu a relativních abundancích jednotlivých druhů dochází k postupným změnám. (REYNOLDS 1984). Vliv na sezónní dynamiku řas mají fyzikální a chemické faktory vodního prostředí a vzájemné interakce mezi organismy (SOMMER *et al.* 1986; ANNEVILLE *et al.* 2002). Mezi hlavní fyzikální a chemické faktory, které určují převahu některých druhů řas v planktonu a jejich růstové rychlosti (MARGALEF 1978, REYNOLDS *et al.* 1983), patří teplota, světelné podmínky, dostupnost živin a míchání či stratifikace vodního sloupce (RICHARDSON *et al.* 2000). Růstové rychlosti sinic a řas jsou ovlivněny minimální teplotou vody, a tak se střídáním ročních období dochází k nahrazování jednoho společenstva jiným. Může tím být vysvětlen náhlý nárůst rozsivek v jarním období, kdy teplota vody je nižší než 10 °C, což je nevyhovující pro růst sinic a zelených řas, které naopak dominují během letního období (SOMMER 1989). Náhlý rozvoj rozsivek na jaře je ale ovlivněn i jinými faktory. Teplota je však bezesporu důležitým kontrolním faktorem distribuce druhů v přírodě (SUZUKI *et* TAKAHASHI 1995). Hlavní potřebou planktonních řas je udržet se ve vodním sloupci, splnit tak světelné požadavky fotosyntézy a získat potřebné živiny pro správnou funkci buněčného metabolismu. Hloubka, kam proniká 1 % ze záření dopadajícího na vodní hladinu, je označována jako vrstva eufotická (z_{eu}). Podle naměřené průhlednosti Secchiho deskou v roce 2007 jsme za eufotickou vrstvu ve Slapské nádrži považovali horní čtyři metry vodního sloupce. V této vrstvě převládá produkce autotrofních organismů nad respirací. Mnoho druhů řas však roste i při několikanásobně menších hodnotách ozáření (SMETACEK *et* PASSOV 1990). Stejně tak přílišná světelná intenzita může mít na rychlost růstu řas a sinic inhibující vliv. V důsledku limitace světlem klesá biomasa fytoplanktonu ve Slapské nádrži od počátku podzimního míchání až k hodnotám pod $1\mu\text{g.l}^{-1}$. Této nejnižší hodnoty bylo v letech 2002–2007 dosaženo každoročně kolem zimního slunovratu. Poté koncentrace chlorofylu *a* opět vzrůstaly (FOTT *et al.* 2006). Hlavními limitujícími živinami pro růst fytoplanktonu bývají dusík, fosfor, výjimečně uhlík, a pro rozsivky pak křemík (WETZEL 1975). Důsledkem vyčerpání rozpuštěných živin v epilimniu dochází k nahrazení jednoho řasového společenstva jiným. Detailně je sezónní sukcese fytoplanktonu popsána PEG-modelem ve 24 krocích (SOMMER *et al.* 1986). Slapská nádrž též splňuje vstupní předpoklady (stratifikace, limitace živinami) pro srovnání společenstva fytoplanktonu

s PEG-modelem, zaměřit se můžeme jak na shodu, tak zejména na případné odchylky od tohoto modelu. Ve Slapské nádrži došlo během léta ve vrstvě 0-4m několikrát k vyčerpání fosforu. To se shoduje s osmým krokem PEG-modelu. Ten připisuje vyčerpání rozpuštěného fosforu kryptomonádám a koloniím zelených řas. Zelené řasy jsou poté nahrazeny velkými rozsivkami a následně se limitujícím prvkem stává křemík. V důsledku vyčerpání křemíku, který rozsivky potřebují pro stavbu svých frustul, jsou ve fytoplanktonu vystřídány velkými buňkami obrněnek či sinicemi. Podle dat koncentrací rozpuštěného křemíku zapůjčených od Ing. Josefa Hejzlara, CSc. nedošlo ve Slapské nádrži během roku 2007 k jeho vyčerpání z epilimnia. Hodnoty rozpuštěného křemíku se celý rok pohybovaly v rozmezí 0,5-4 mg.l⁻¹. Mnoho druhů rozsivek má saturační konstanty o řád nižší (TILMAN 1981). Limitace růstu rozsivek křemíkem v nádrži je tudíž nepravděpodobná. Stejně nepravděpodobnou limitaci růstu rozsivek křemíkem zaznamenali LINDENSCHMIDT *et* CHORUS (1998) v jezeře Tegel blízko Berlína. Posledním prvkem, jehož vyčerpání v epilimniu vede dominanci sinic ve fytoplanktonu, je dusík. Na konci léta pak zejména dominují dusík fixující sinice (SOMMER *et al.* 1986). Během roku 2007 nedošlo ve Slapech k vyčerpání dusíku, tudíž i limitace řas tímto prvkem není pravděpodobná.

Řasové buňky jsou mimo jiné ovlivněny tzv. ztrátovými faktory. Mezi ně patří predace herbivorních živočichů, sedimentace (vliv sedimentace je rozebrán dále v textu), a ztráty z jiných příčin, například parazitismus (REYNOLDS *et al.* 1983). Známým houbovým parazitem na koloniích druhu *Asterionella formosa* je *Zygorhizidium planktonicum* (IBELINGS *et al.* 2004). Nálezy schránek rozsivek napadených parazity v mých vzorcích ze Slapské nádrže nebyly nijak vzácné, přesto však nedosáhly výraznějšího počtu.

Různé typy disturbancí v přírodě jako míchání vodního sloupce způsobené bouřkami či podzimním ochlazováním a výrazné změny v predčním tlaku zooplanktonu, mají za následek zvýšení druhové diverzity ve složení fytoplanktonu (PADISÁK 1994; SOMMER 1995 podle HAMBRIGHT *et* ZOHARY 2000). To odpovídá hypotéze středních disturbancí (IDH- intermediate disturbance hypothesis) (CONNEL 1978; PADISÁK 1994). Vliv disturbance závisí na její intenzitě a frekvenci tak, že při jejích středních hodnotách se může ve společenstvu fytoplanktonu udržet vyšší druhová diverzita (SOMMER 1993). Odolnost společenstva (jeho schopnost nebo čas potřebný k navrácení se k podmínkám před disturbancí) koreluje s intenzitou disturbance negativně, vyšší intenzita disturbance udržuje vyšší diverzitu po delší časové období ve srovnání s nižší intenzitou disturbance (HAMBRIGHT *et* ZOHARY 2000).

Podle mnohorozměrné statistické metody neměly vybrané fyzikální a chemické faktory na druhové složení fytoplanktonu ve Slapské nádrži statisticky významný vliv. Data o druhovém složení planktonu a jejich abundance ze čtyř po sobě následujících let (1964–1967) podrobil spolu s fyzikálními a chemickými podmínkami Slapské nádrže různým metodám mnohorozměrné statistiky už (LEPŠ *et al.* 1990). Analýzy založené na standardizovaných i nestandardizovaných datech přinesly sice odlišné výsledky, avšak obě sledovaly základní sezónní vývoj.

5.2. Sezónní dynamika fytoplanktonu ve Slapské nádrži

Sezónní dynamika fytoplanktonu Slapské údolní nádrže byla studována již od roku 1958. JAVORNICKÝ (1966a) jako první popsal změny v abundancích jednotlivých druhů podél celé nádrže ve vrstvě 0–3 m. Vzorky odebíral v třítydenních intervalech a během studovaných let 1958–1960 pozoroval dvě roční maxima řas během vegetační sezóny. První, jarní, maximum tvořily převážně kryptomonády, které v létě nahradily sinice. Ze sinic se hojně objevovaly druhy *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae* a rod *Anabaena*, zvláště *Anabaena circinalis*. V místech nádrže, kde se v létě nevytvořil vodní květ, dominovaly ve fytoplanktonu převážně druhy ze skupin Bacillariophyceae a Chlorophyceae. Stanici Nebřich, kde byly pořízeny všechny moje odběry, označil jako oblast stojaté vody s typicky autochtoním fytoplanktonem, který je ovlivněn zálivou v místech ústí potoků. V té době byla u stanice pozorována dvě letní maxima sinic. DESORTOVÁ (1980) ve své rozsáhlé srovnávací studii z let 1958–1980 zjistila v nádrži celkem 200 druhů sinic a řas. Sezónní cyklus fytoplanktonu rozlišila na 3–4 období, která se téměř pravidelně každý rok opakovala. Jarní nástup biomasy řas v březnu byl tvořen rovnoměrně druhy ze skupin Chrysophyceae, Cryptophyceae a Bacillariophyceae. Vrchol jarního společenstva nastal koncem dubna, začátkem května a tvořily ho výhradně kryptomonády, které byly zastoupeny druhy z rodů *Cryptomonas* a *Rhodomonas* (dnes *Plagioselmis*). Od roku 1975 do roku 1980 byl pak jarní vrchol zároveň ročním maximem biomasy fytoplanktonu.

V letech 2003–2007 jarní maximum dosáhlo svého vrcholu koncem dubna či začátkem května, stejně jako uvádí DESORTOVÁ (1980). Období jarního vrcholu zůstává zřejmě dlouhé roky neměnné a jeho nástup lze v nádrži dobře předpovědět. Rozdíl jsem však zaznamenala v druhovém složení, kterým je tento vrchol tvořen. V letech 2003–2007 se na něm největší měrou podílely druhy ze skupiny Bacillariophyceae, a to zejména malé

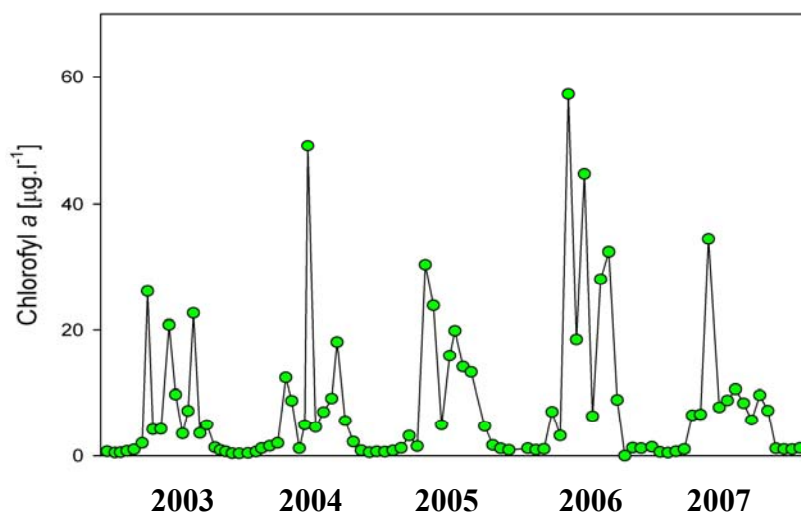
centrické nekoloniální druhy a zástupci penátních rodů *Nitzschia* a *Synedra*. Dále do jarního fytoplanktonu svými buňkami nejvíce přispíval rod *Plagioselmis* a o něco méně i rod *Cryptomonas*, oba ze skupiny Cryptophyceae. JAVORNICKÝ (1966a) stanovil počet buněk skrytěnek u hladiny dne 20. května 1960 na 18 400 buněk.ml⁻¹. Mnou zjištěné hodnoty se všechny roky pohybovaly kolem 7000 buněk.ml⁻¹. Výjimkou byl rok 2006, kdy dne 29. dubna 2006 dosáhly svého absolutního maxima, tedy 12400 buněk.ml⁻¹. Ve srovnání s dřívějšími pozorovanými abundancemi jsou to stále hodnoty výrazně nižší. Skupinu Chrysophyceae jsem ve svých vzorcích zaznamenala jen ojediněle. Ani KOZÁKOVÁ (2004) se ve své diplomové práci o této skupině řas nezmiňuje jako o dominantní.

Pokud jde o podrobné druhové složení jarního maxima, snímky ze SEM ukázaly, že se ve velké míře mezi nekoloniálními centrickými rozsivkami objevuje druh *Stephanodiscus parvus*. Tento druh dosud nebyl ve Slapské nádrži popsán a ani v podrobném výčtu centrických druhů rozsivek uvedeném v seznamu druhů v diplomové práci KOZÁKOVÉ (2004) nebyl zahrnut. Pravděpodobně to ale neznamena, že by se v nádrži neobjevoval dříve. Tento druh je ve světelném mikroskopu jen těžce odlišitelný od druhu *Stephanodiscus hantzschii* a dříve mohl být často s tímto druhem zaměňován (STOERMER *et* HÅKANSSON 1984). Fakt, že oba druhy jsou polymorfní a na lokalitách se někdy vyskytují společně, vedl k tomu, že byly považovány za různé varianty druhu *S. hantzschii*. *Stephanodiscus parvus* se od *S. hantzschii* odlišuje přítomností furtoportuly v centrální části valvy (Obr. 6B,C). Tento druh je zřejmě obecně rozšířený, popsán byl v Evropě i Severní Americe, a to zejména v eutrofních vodách. Stejně jako *S. hantzschii*, své maximální abundance ve vodním prostředí dosahuje na jaře a jeho teplotní tolerance je širší než druhu *S. hantzschii* (STOERMER *et* HÅKANSSON 1984).

Změny ve složení fytoplanktonu, tak i změny přírodních podmínek, jsou typické pro přechod jarního období k letnímu. Toto období je známo jako tzv období čiré vody („clear water phase“) (SOMMER *et al.* 1986). Dochází k prudkému poklesu abundance jarních dominantních druhů, který je spjat s nástupem letní stratifikace. V mnoha jezerech je pak období „čiré“ vody úzce spojeno s větším žracím tlakem ze strany zooplanktonu (e.g., TALLING *et al.* 2005). ROUND (1971) tento přechod pro fytoplankton charakterizoval jako „období šoku“. Období čiré vody typicky nastává ve Slapské nádrži během června. V této době nepřekračuje koncentrace chlorofylu *a* hodnotu 5 µg.l⁻¹ (DESORTOVÁ 1980). Během našeho sledování jsme zaznamenali v letech 2003 a 2004 koncentraci chlorofylu *a* dokonce pod 1 µg.l⁻¹. Takové hodnoty jsou charakteristické pro zimní měsíce. Stejně jako uvádí DESORTOVÁ (1980), během ostatních sledovaných sezón, koncentrace chlorofylu *a* v tomto

období nepřevýšila hodnotu $5 \mu\text{g.l}^{-1}$. Nejpočetnějším námi zaznamenaným druhem během června byla *Plagioselmis* spp. (např. 11. června 2007 ~ 250 buněk. ml^{-1}), doprovázena mnoha dalšími taxony, jak typicky jarního, tak letního období. Jejich abundance však byly velmi nízké.

Nízká červnová koncentrace řas je v červenci vystřídána společenstvy druhů, která v létě vytvářejí jeden či více vrcholů. Při odběrovém intervalu tři týdny byly ve Slapské nádrži pozorovány dvě letní maxima, i když v některých letech nebyly vrcholy příliš ostré či o jejich výskytu se mohlo jen spekulovat. Je to způsobeno poměrně velkými intervaly mezi odběry. Růstová rychlost některých řas je až 11,5 krát za den, jako například pro druh *Synechococcus* sp. při 41°C (KRATZ *et* MAYERS 1955). Růstové rychlosti některých dominantních druhů ve Slapské nádrži jsou při 20°C : pro druh *Asterionella formosa* $1,74 \text{ den}^{-1}$, *Stephanodiscus hantzschii* $1,18 \text{ den}^{-1}$, *Fragilaria crotonensis* $1,37 \text{ den}^{-1}$ (REYNOLDS 1984), během týdne tak můžou rychle rostoucí druhy dosáhnout vysokých abundancí. Tento vrchol tak nemusí být třítýdenními intervaly mezi odběry vůbec zachycen. Jakmile se ale doba mezi odběry zkrátila na jeden týden, ve všech sledovaných sezónách jsme dva ostré letní vrcholy zřetelně zaznamenali. Pro srovnání je na Obr. 19 zobrazeno, jak by vypadal průběh koncentrace chlorofylu *a* během let 2003–2007 stanovovaný v třítýdenních intervalech. Jasně zaznamenané ostré tři vrcholy v roce 2007 by nebyly vůbec patrné, a také v roce 2005 by letní dva vrcholy splynuly v jeden.

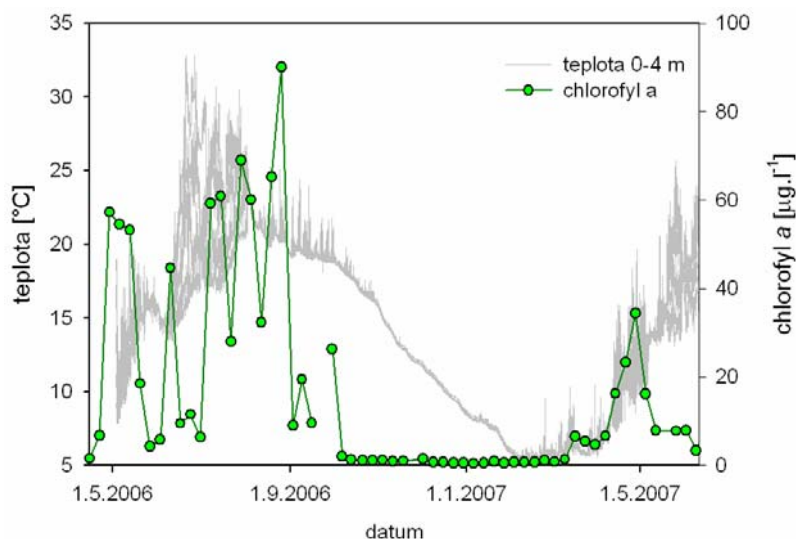


Obr. 19. Sezónní vývoj koncentrace chlorofylu *a* u stanice Nebřich, vyneseny v třítýdenních intervalech ze směsného vzorku z hloubky 0–4 m během pěti sledovaných let.

Letní vrcholy v letech 2004, 2006 a 2007 svojí velikostí převýšily vrcholy jarní. První letní maximum se začalo vytvářet na začátku července a setrvalo do poloviny srpna. Hlavní podím na něm měla koloniální rozsivka *Fragilaria crotonensis*. Stejný červencový vzestup biomasy řas zaznamenala i DESORTOVÁ (1989). Podle mnohorozměrné statistické metody, která byla provedena pro data z let 2003–2007 by druhy *Asterionella formosa* a *Aulacoseira* spp. měly patřit mezi druhy vyskytující se v létě společně s druhem *Fragilaria crotonensis*. Je to nejspíš způsobeno i údaji o jejich podzimním výskytu, jelikož zima jako sezóna do analýzy zahrnuta nebyla. BERTRAND *et al.* (2003) popsali rozsivku *Asterionella formosa* jako druh, který se často vyskytuje v dimiktických jezerech a nádržích mírného pásma, jež během roku většinou dosahuje dvou maxim – raně jarního a podzimního. *Asterionella formosa* společně s druhem *Aulacoseira subarctica* je ve Slapské nádrži častým druhem zimního fytoplanktonu a oba druhy preferují teplotu vody nižší než 10 °C (KOZÁKOVÁ 2004). V několika letních vzorcích v roce 2007 jsem zaznamenala značný počet zelených bičíkovců z rodu *Chlamydomonas*. Jejich abundance dosáhla počtů přes 2000 buněk.ml⁻¹. Častý výskyt tohoto rodu pozorovala i DESORTOVÁ (1989) v letech 1975–1985 ale jeho biomasa nikdy nedosáhla vysokých hodnot, stejně jako jiných zástupců ze skupiny zelených řas.

Na „podzimním“ maximu ve Slapské údolní nádrži v letech 2003–2007 se společně podílela skupina sinic a krásivka *Staurostrum planktonicum*, která se ve větším množství začala v nádrži objevovat od roku 1991 (BRANDL *et al.* DESORTOVÁ 1995).

Pokud jde o vliv míchání na sezónní změny fytoplanktonu, lze celkově shrnout, že výrazné změny v biomase fytoplanktonu Slapské nádrže nebyly korelovány se stupněm teplotní stratifikace. Například atypický vrchol v červnu 2006 nastal po úplném promíchání vodního sloupce, naopak vytvoření jarních maxim bylo spojeno s ustavením stratifikace (Obr. 20).



Obr. 20. Sezónní vývoj koncentrace chlorofylu *a* a teploty v roce 2006 z hloubky 0–4 m na stanici Nebřich vyneseny v týdenních intervalech.

5.3. Toky do sedimentačních lapačů a sedimentační rychlosti

Sedimentace je vedle žracího tlaku herbivorních živočichů a parazitismu jedním z hlavních faktorů, které negativně ovlivňují početnost nepohyblivých druhů fytoplanktonu v eufotické zóně nádrží. Její význam v sezónní periodicitě fytoplanktonu je značný a ztráty sedimentací se mění v závislosti na jednotlivých sukcesních stádiích společenstva řas. Sedimentační rychlosti jednotlivých druhů jsou závislé na druhovém složení, dostupnosti živin, velikosti buněk a na jejich fyziologickém stavu (SMAYDA 1970). Decimující vliv bude mít sedimentace na populace, převýší-li růstové rychlosti druhů. Řasové buňky tak nebudou schopny tyto ztráty dorovnávat a vymizí z horní vrstvy vodního sloupce.

Naměřené toky buněk centrických rozsivek a druhů *Asterionella formosa*, *Aulacoseira* spp. a částečně i *Fragilaria crotonensis* přímo reagovaly na sezónní změny v abundanci řas ve vodním sloupci 0–4 m, zejména během jarního období. Hlavní podíl sedimentace na zániku jarního vrcholu byl popsán už mnohokrát (REYNOLDS *et* WISEMAN 1982; KNOECHEL *et* KALFF 1975). Největší počet sedimentujících buněk, přesně $22,5 \cdot 10^6$, byl stanoven pro rozsivku *Aulacoseira* spp koncem dubna 2007. Jednalo se především o dlouhá vlákna tvořená v průměru 27 buňkami. Byly to nejdelší pozorované kolonie tohoto rodu zachycené v lapačích během celé sezóny. REYNOLDS (1994) uvádí, že rod *Aulacoseira* je nejrychleji sedimentující rozsivkou, která je schopná tolerovat i určitá narušení v periodicitě míchání. Od začátku května se rozsivka *Aulacoseira* spp. objevovala ve vrstvě 0–4 m spíše ojediněle, zato v lapačích jsem ji v menší míře (1000 n.ml^{-1}) zaznamenávala až do poloviny června rovnoměrně s centrickými rozsivkami. Krátce se *Aulacoseira* spp. objevila v polovině června, ale její poměrně dlouhé kolonie (v té době průměrně 9 buněk v kolonii) se ve stratifikovaném sloupci neudržely a vypadly z epilimnetické vrstvy. Rozhodující vliv na přítomnost této rozsivky v pelagiálu má právě teplotní stratifikace (LUND 1971). NIXDORF (1994) však pozoroval růst rodu *Aulacoseira* i v silně stratifikovaném vodním sloupci.

Také koloniální rozsivka *Melosira varians* vypadla z epilimnia po nástupu stratifikace. Tento druh je možné najít i v letním fytoplanktonu, dojde-li k zamíchání vodního sloupce, protože jejich buňky jsou schopné přežít na dně jezer a při opětovném míchání rychle resuspendovat do vodního sloupce (LUND 1971). To potvrzuje, že rozsivky jsou schopné opětovného růstu ve stabilním vodním sloupci, pokud dojde k občasnému zamíchání (LINDENSCHMIDT *et* CHORUS 1998). LUND (1971) také pozoroval hlavní rozdíl mezi rozsivkami *Melosira varians* a jejím hlavním kompetitorem *Asterionella formosa* v reakci

na nástup stratifikace, *M. varians* po jejím nástupu okamžitě klesá na dno, kde je schopná přežít nepříznivé podmínky, zatímco početnost *A. formosa* obecně stoupá teprve po ústupu *M. varians*, a tak zužitkuje více ještě relativně dostupných živin, především křemíku. Já jsem v roce 2007 pozorovala přesný opak, *Asterionella formosa* vymizela z vodního sloupce poměrně brzy, dříve než sedimentovaly buňky druhu *Melosira varians*.

V letním fytoplanktonu dominovala ve Slapské údolní nádrži penátní rozsivka *Fragilaria crotonensis*. REYNOLDS (1984, 1980) ji popsal jako typický letní druh. *F. crotonensis* je eurytermí druh, schopný růst i při 30 °C (BUTTERWICK *et al.* 2005). Této teploty bylo ve Slapské nádrži v letních měsících dosaženo několikrát. Vysokými ztrátami byly postiženy tyto kolonie v letním období celkem dvakrát. Příčině zániku jednoho řasového společenstva a nahrazení jiným je v letním období připisováno hlavně nedostatku rozpuštěných živin (SOMMER *et al.* 1986). Pro rozsivky je důležitý křemík. Podle dat koncentrací rozpuštěného křemíku (poskytl doc. Hejzlar, HBÚ AV ČR) nedošlo během roku 2007 k jeho vyčerpání z epilimnia. Schopnost rozsivek zvyšovat svoji početnost v horních vrstvách vodního sloupce je ovlivněna jeho stabilitou či silným mícháním, ale důležitou roli hraje také doba a frekvence jednotlivých událostí (LINDENSCHMIDT *et al.* 1998). KNOECHEL *et al.* (1975) připisují časté nahrazení rozsivek během letních měsíců sinicemi právě sedimentací. Nejvyšší hodnota ztrát ve Slapské nádrži byla naměřena právě pro druh *Fragilaria crotonensis* na začátku září.

Ztráty sedimentací jednotlivých druhů jsou závislé na jejich sedimentační rychlosti, jež je mimo jiné dána modifikovaným Stokesovým zákonem, a na hloubce míchané vrstvy. Podle Stokesova zákona se velké ztráty očekávají u velkých buněk nebo kolonií (*Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Staurostrum planctonicum*, *Aulacoseira* spp.), jejich průměr nabývá vysokých hodnot, což je jenom zčásti kompenzováno vysokým koeficientem tvarového odporu Φ (mají tvar značně odlišný od koule, PADISÁK *et al.* 2003). V případě mělkého (tenkého) epilimnia pak mohou ztráty nabývat kritických hodnot. Naproti tomu malé buňky (malé centrické rozsivky) vypadávají z mělkého epilimnia podstatně pomaleji a mohou proto dobře prospívat v horní tenké, dobře prosvětlené vrstvě. Mocnost míchané povrchové vrstvy v jezerech a oceánech má velký význam na populaci fytoplanktonu (DIEHL 2002). S rostoucí mocností míchané vrstvy se míra sedimentace snižuje (REYNOLDS 1984). Teprve nedávno však PTACNIK *et al.* (2003) nepřímo úměrné ztráty sedimentací na hloubce míchané vrstvy prokázal experimentálně. S hloubkou klesá i intenzita světla ve vodním sloupci. Sedimentační ztráty vypočítané pro jednotlivé druhy ve Slapské nádrži potvrzují, že nejvíce je postižen rod *Aulacoseira*, dále

druh *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa* a nejméně centrické rozsivky. Koloniální druhy pak díky zvětšování svých kolonií (svého „průměru“) vypadávají z epilimnia dříve, než jednotlivé buňky. Námi naměřené ztráty jsou dobře korelovány se sedimentačními rychlostmi druhů uvedenými v REYNOLDS (1984). Proces sedimentace se však netýká pouze řas s pevnou schránkou. Ale právě u nich je možné tyto ztráty nejlépe měřit *in situ*, protože v sedimentačních lapačích je organická hmota rychle rozložena bakteriemi. Počty jednotlivých buněk druhů bez pevné schránky (např. kryptomonády) proto není možné stanovit (VYHNÁLEK *et al.* 1991). Celkově lze říci, že sedimentace nepohyblivých druhů fytoplanktonu má ve Slapské nádrži vzhledem k naměřeným ztrátám sedimentací, které výrazně převyšují maximální růstové rychlosti druhů REYNOLDS (1984), významný vliv na jejich dynamiku..

6. ZÁVĚR

V letech 2003–2007 bylo ve Slapské údolní nádrži prováděno měření koncentrace chlorofylu *a* v týdenních intervalech. Roční průběhy biomasy fytoplanktonu v jednotlivých letech potvrdily výskyt a upřesnily charakter tří sezónních vrcholů. Prvé „jarní“ maximum bylo tvořeno druhy ze skupiny Cryptophyceae, drobnými centrickými rozsivkami a vláknitými a koloniálními druhy *Aulacoseira* spp. a *Asterionella formosa*. Jeho průběh byl během sledovaných let velmi podobný a je zřejmě ovlivněn především abiotickými faktory. V druhém „letním“ maximu se uplatňuje penátní rozsivka *Fragilaria crononensis* společně s malými zelenými bičíkovci. Společenstvo je na podzim vystřídáno sinicemi a krásivkou *Staurostrum planktonicum*, jež se společně podílejí na třetím „podzimním“ vrcholu. Průběh posledně dvou zmiňovaných vrcholů není tak jasně definován a má na něj zjevně vliv komplexní působení abiotických a biotických podmínek. Celkově mnohorozměrná analýza neprokázala statisticky významný vliv vybraných fyzikálně-chemických faktorů na druhové složení fytoplanktonu v průběhu sezóny.

V roce 2007 proběhlo přímé měření ztrát sedimentací pomocí sedimentačních lapačů, jako jednoho z potenciálně významných faktorů ovlivňujících dynamiku nepohyblivých druhů fytoplanktonu Slapské nádrže. Zejména na konci jarního maxima bylo zaznamenáno velké množství sedimentujících buněk *Aulacoseira* spp, *Asterionella formosa* malých centrických rozsivek z rodů *Cyclotella*, *Stephanodiscus* and *Cyclostephanos*. Zjištěné ztráty sedimentací (až 8 den⁻¹ u *Aulacoseira* spp.), které výrazně převyšují potenciální růstové rychlosti sledovaných druhů, naznačily značný význam sedimentace v dynamice nepohyblivých druhů fytoplanktonu.

7. SEZNAM LITERATURY

- ANNEVILLE, O., GINOT, V., DRUART, J.-C. & ANGELI, N. (2002): Long-term study (1974-1998) of seasonal changes in the phytoplankton in Lake Geneva: a multi-table approach. - *J. Plankton Res.*, **24**: 993–1008.
- BERTRAND, C., FAYOLLE, S., FRANQUET, E. & CAZAUBON, A. (2003): Responses of the planktonic diatom *Asterionella formosa* Hassall to abiotic environmental factors in a reservoir complex (south-eastern France). - *Hydrobiologia*, **501**: 45–58.
- BRANDL, Z., DESORTOVÁ, B. (1995): Neobvyklý původce vegetačního zbarvení vody ve Slapské nádrži. - *Živa*, **2**: 57.
- BUTTERWICK, C., HEANEY, S. I. & TALLING, J. F. (2005): Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. - *Freshwater Biol.*, **50**(2): 291–300.
- CONNELL, J. H. (1978): Diversity in tropical rain forest and coral reefs. - *Science*, **199**: 1302–1310.
- DESORTOVÁ, B. (1980): Fytoplankton Slapské údolní nádrže. - *Sborník vlastivědných prací z Podblanicka*, **21**: 33–50.
- DESORTOVÁ, B. (1989): Seasonal development of phytoplankton in Slapy Reservoir with special attention to the spring algal phase. - *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **33**: 409–417.
- DIEHL, S. (2002): Phytoplankton, light and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory. - *Ecology*, **83**(2): 386–398.
- DIEHL, S., BERGER, S., PTACNIK, R. & WILD, A. (2002): Phytoplankton, light and nutrients in a gradient of mixing depths: Field experiments. - *Ecology*, **83**(2): 399–411.
- FOTT, J., BLAŽO, M., STUHLÍK, E. & STRUNECKÝ, O. (1999): Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status. - *Journal of Limnology*, **58** (2): 107–116.
- FOTT, J., HRBÁČEK, J., KOZÁKOVÁ, R. & STUHLÍK, E. (2006): Světlem limitovaný fytoplankton hluboké kaňonovité nádrže v období zimní cirkulace. In: Sacherová, V. (ed.): Sborník příspěvků 14. konference ČLS a SLS. Nečtiny, 26.–30. června 2006, 91–92.
- GRASSHOF, J. (1983): Methods of seawater analysis. Verlag Chemie GmbH, Weinheim, 53 p.
- HAMBRIGHT, K. D. & ZOHARY, T. (2000): Phytoplankton species diversity control through competitive exclusion and physical disturbances. - *Limnol. Oceanogr.*, **45**(1): 110–122.
- HINDÁK, F. (ed.) (1978): Sladkovodné riasy, SPN, Bratislava, 278p.

- HÖTZEL, G. & CROOME, R. (1996): Population dynamics of *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Simonson (Bacillariophyceae, Centrales), the dominant alga in the Murray River, Australia. – *Arch. Hydrobiol.*, **136**: 191–215.
- HOUK, V. (2003): Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions (Vol. 1), Univerzita Palackého v Olomouci, (Picture part) 27p.
- HOUK, V. & MARVAN, P. (1993): Klíč k určování našich centrických rozsivek. Sborník referátů - příloha II. Hydrobiologický kurz - Plankton pitných a povrchových vod. Senec (Slovensko), 41p.
- HRBÁČEK, J. & STRAŠKRABA, M. (1966): Horizontal and vertical distribution of temperature, oxygen, pH and water movements in Slapy Reservoir (1958–1960). 7–40 In: HRBÁČEK, J. (ed.) - *Hydrobiological studies* **1**. Academia, Praha.
- IBELINGS, B. W., DE BRUIN, A., KAGAMI, M., RIJKEBOER, M., BREHM, M. & VAN DONK, E. (2004): Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (Chytridiomycota). - *J. Phycol.*, **40**(3): 437–453.
- JAVORNICKÝ, P. & KOMÁRKOVÁ, J. (1973): The changes in several parameters of plankton primary productivity in Slapy Reservoir 1960–1967, their mutual correlations and correlations with the main ecological factors. - *Hydrobiological Studies* **2**, Academia, Praha, 155–211.
- JAVORNICKÝ, P. (1966a): Seasonal dynamics of the phytoplankton of Slapy Reservoir 1958–1960. - *Hydrobiological Studies* **1**, Academia, Praha, 155–163.
- JAVORNICKÝ, P. (1966b): Light as the main factor limiting the development of diatoms in Slapy reservoir. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **16**: 701–712.
- KALFF, J. (2002): Limnology, Prentice-Hall, 592p.
- KNOECHEL, R. & KALFF, J. (1975): Algal sedimentation: the cause of diatom – blue-green succession. - *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **19**: 745–54.
- KOMÁRKOVÁ, J., KOMÁREK, O. & HEJZLAR, J. (2003): Evaluation of the long term monitoring of phytoplankton assemblages in a canyon-shape reservoir using multivariate statistical methods. - *Hydrobiologia*, **504**(1–3): 143–157.
- KOZÁKOVÁ, R. (2004): Světlem limitovaný fytoplankton Slapské nádrže v období zimního míchání, *Diplomová práce, PřF UK*, 128p.
- KRAMER, K & LANGE-BERTALOT, H. (1986): Bacillariophyceae, Teil 1: Naviculaceae, Süßwasserflora von Mitteleuropa (Band **2/1**), Gustav Fisher Verlag, Jena, 876p.
- KRAMER, K & LANGE-BERTALOT, H. (1988): Bacillariophyceae. Teil 2. In Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/2. In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., Mollenhauer, D. (eds.) G. Fischer Verlag, Stuttgart, 596p.

- KRAMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. (1991a): Bacillariophyceae. Teil 3. In Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/3. In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., Mollenhauer, D. (eds.) G. Fischer Verlag, Stuttgart, 576p.
- KRAMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. (1991b): Bacillariophyceae. 4. Teil. In Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/4. In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., Mollenhauer, D. (eds.) G. Fischer Verlag, Stuttgart, 437p.
- KRATZ, W. A. & MYERS, J. (1955): Nutrition and growth of several blue-green algae. - *American Journal of Botany*, **42**: 282–7.
- LEPŠ, J., STRAŠKRABA M., DESORTOVÁ, B. & PROCHÁZKOVÁ, L. (1990): Annual cycles of plankton species composition and physical chemical conditions in Slapy Reservoir detected by multivariate statistic. - *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **33**: 933–945.
- LINDENSCHMIDT, K. E. & CHORUS, I. (1998): The effect of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity. - *J. Plankton Res.*, **20(10)**: 1927–1951.
- LUND, J. W. G. (1949): Studies of *Asterionella*: I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. - *Ecology*, **37(2)**: 389–419.
- LUND, J. W. G. (1954): The seasonal cycle of plankton diatom, *Melosira italica* (Ehr.) Kutz. Subsp. *subartica* O. Mull. - *Ecology*, **42(1)**: 151–179.
- LUND, J. W. G. (1971): An artificial Alteration of the Seasonal Cycle of the Plankton Diatom *Melosira Italica* Subsp. *Subartica* in an English Lake. - *Ecology*, **59(2)**: 521–533.
- LUND, J. W. G., KIPLING, C. & LE CREN, E. D. (1958): The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. - *Hydrobiologia*, **11**: 143–170.
- MARGALEF, R. (1978): Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. - *Oceanol. Acta*, **1**: 493–509.
- NIXDORF, B. (1994): Polymixis in a shallow lake (Grosser Müggelsee, Berlin) and its influence on seasonal phytoplankton dynamics. - *Hydrobiologia*, **275/276**: 173–186.
- PADISAK, J. (1994): Identification of relevant time scales in non-equilibrium community dynamics: Conclusions from phytoplankton surveys. - *N.Z.J. Ecol.*, **18**: 169–176.
- PADISAK, J., SOROCZKI-PINTER, E. & REZNER, Z. (2003): Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton - an experimental study. - *Hydrobiologia*, **50(1–3)**: 243–257.

- PECHAR, L. (1987): Use of an acetone:methanol mixture for the extraction and spectrophotometric determination of chlorophyll-*a* in phytoplankton. - *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, **78**: 99–117.
- PTACNIK, R; DIEHL, S. & BERGER, S. (2003): Performance of sinking and nonsinking phytoplankton taxa in a gradient of mixing depth. - *Limnol. Oceanogr.*, **48(5)**: 1903–1912.
- REYNOLDS, C. S. & WISEMAN, S. W. (1982): Sinking losses of phytoplankton in closed limnetic system. - *J. Plankton Res.*, **4**: 489–522.
- REYNOLDS, C. S. (1980): Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. - *Holarctic Ecology*, **3**: 141–159.
- REYNOLDS, C. S. (1984): *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*, Cambridge Univ. Press, 384p.
- REYNOLDS, C. S. (1994): The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. - *Hydrobiologia*, **289**: 9–21.
- REYNOLDS, C. S., MORISON, H. R. & BUTTERVICK, C. (1982): The sedimentary flux of phytoplankton in the south basin of Windermere. - *Limnol. Oceanogr.*, **27**: 1162–1175.
- REYNOLDS, C. S., WISEMAN, S. W., GODFREY, B. M. & BUTTERWICK, C. (1983): Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures. - *J. Plankton Res.*, **5**: 203–234.
- RICHARDSON, T. L., GIBSON, C. E. & HEANEY, S. I. (2000): Temperature, growth and seasonal succession of phytoplankton in Lake Baikal, Siberia. - *Freshwater Biology*, **44**: 431–440.
- ROUND, F. E. (1971): The growth and succession of algal populations in freshwaters. - *Mitteilungen der internationale Vereinigung für Limnologie*, **19**: 70–99.
- SMAYDA, T. J. (1970): The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. - *Annual Review of Oceanography and Marine Biology*, **8**: 353–414.
- SMETACEK, V. & PASSOV, U. (1990): Spring bloom initiation and Svedrup's critical-depth model. - *Limnol. Oceanogr.*, **35**: 228–234.
- SOMMER, U., GLIWICZ, Z., MACIEJ, LAMPERT, W., DUNCA, A. (1986): The PEG - model of seasonal succession of planctonic events in fresh waters. - *Arch. Hydrobiol.*, (Stuttgart), **106(4)**: 433–471.
- SOMMER, U. (ed.) (1989): *Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities.*- Springer Verlag, 369p.
- SOMMER, U. (1993): Disturbance-diversity relationships in two lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. - *Hydrobiologia*, **249**: 59–65.

- STARMACH, K. (1985): *Chrysophyceae* und *Haptophyceae*, Süßwasserflora von Mitteleuropa (Band 1), Gustav Fisher Verlag, Jena, 515p.
- STOERMER, E. F. & HÅKANSSON, H. (1984): *Stephanodiscus parvus*: Validation of an Enigmatic and Widely Misconstrued Taxon. - Braunschweig, J. Cramer, *Nova Hedwigia*, **39**: 497–511.
- STRAŠKRABA, M., HRBÁČEK, J. & JAVORNICKÝ, P. (1973): Effect of an upstream reservoir on stratification conditions in Slapy reservoir: 7–82 In: HRBÁČEK, J. a STRAŠKRABA, M. (eds.): *Hydrobiological Studies 2*. Academia, Praha.
- SUZUKI, Y. & TAKAHASHI, M. (1995): Growth responses of several diatom species isolated from various environments to temperature. - *Phycology*, **31(6)**: 880–888.
- TALLING, J. F., SPENCER, H. J. & MORISON, H. R. (2005): The „shock period“: dynamics of phytoplankton during the spring-summer transition of stratifying English lake. - *Hydrobiologia*, **533**: 15–28.
- TER BRAAK, C. J. F. & ŠMILAUER, P. (1998): CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA, 353p.
- TER BRAAK, C. J. F. & ŠMILAUER, P. (2002): CANOCO Reference Manual CanoDraw for Windows User's Guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA, 500p.
- TILMAN, D. (1981): Tests of resource competition theory using four species of lake Michigan algae. - *Ecology*, **62**: 802–815.
- UTERMÖHL, H. (1931): Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons. - *Verh. Int. Verein Limnol.*, **5**: 567–596.
- VYHNÁLEK, V., SEĎA, J. & NEDOMA, J. (1993): Fate of the spring phytoplankton bloom in Římov Reservoir (Czechoslovakia): Grazing, lysis and sedimentation. - *Verh. Internat. Věřej. Limnol.*, **25**: 1192–1195.
- WETZEL, R.G. (1975): *Limnology*, Saunders comp., Philadelphia, 743p.